АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XL
ВЫП. 12

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1961

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGICHESKY ZHURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1961

ТОМ XL — Декабрь — ВЫПУСК 12

СОДЕРЖАНИЕ

От редакции . . . 1757
Касьяненко В. Г. Принципы филогенетического изменения органов и их значение для выяснения физиологической сущности эволюционных преобразований органов и систем . . . 1759
Слабый Отто. О некоторых процессах, протекающих путем вторичной рекапитуляции . . . 1770
Матвеев Б. С. О зависимости развития головного мозга позвоночных от темпов развития органов чувств и условий существования . . . 1778
Ильичев В. Д. Некоторые закономерности эволюции наружного уха позвоночных . . . 1795
Валиахмедов Б. и Перель Т. С. Различия заселенности темных сероземов и лугово-болотной почвы дождевыми червями и изменения их численности под влиянием обработок в Таджикистане . . . 1808
Филиппова Н. А. Материалы по клещам подсемейства Argasinae. Сообщение 1. Взрослые клещи и личинки рода Argas Latr. группы «reflexus» . . . 1815
Безюше Клод. Несколько новых видов рода Bryaxis Kug. Кавказа (Coleoptera, Pselaphidae) . . . 1827
Одинцов В. С. Зимнее развитие личинок мошек (Diptera, Simuliidae) . . . 1832
Махотин А. А. и Давыдова Э. Д. Морфологическое и функциональное значение элементов ротового аппарата гусениц некоторых бабочек . . . 1842
Расс Т. С. Новая глубоководная рыба Prososcopa stilbia Rass gen. n., sp. n. из Индийского океана . . . 1858
Иноземцев А. А. Об экологии синицы-московки (Parus ater ater L) . . . 1862
Дубровский Ю. А. Особенности размещения желтых и малых сусликов в области их совместного обитания . . . 1868
Леонтьева М. Н. О размножении больших песчанок (Rhombomys opimus Licht.) . . . 1874
Крафт В. А. Миграции водяных полевок (Arvicola terrestris L.) и их роль в формировании туляремийных эпизоотий . . . 1883

Краткие сообщения

Белышев Б. Ф. и Оводов Н. Somatochlora sahlbergi Trybom (Odonata, Insecta) в южной Сибири . . . 1892
Савченко Е. Н. О фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Тувы . . . 1893
Ошмарин П. Г., Беседнов Л. Н., Фам Куат, Нгуен Хыонг и Парухин А. М. Случаи обнаружения угрей в теле других рыб . . . 1896

Продолжение на 3 стр. обл.

Адрес редакции: Москва К-31, Кузнецкий Мост, 9/10, тел. Б-1-55-58

От редакции

В декабре 1961 г. исполняется 25 лет со дня смерти основателя «Зоологического журнала» академика А. Н. Северцова.

Редакция журнала отмечает эту дату помещением в настоящем номере ряда статей, посвященных отдельным вопросам, связанным с деятельностью выдающегося морфолога и эмбриолога академика А. Н. Северцова.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

ПРИНЦИПЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО ИЗМЕНЕНИЯ ОРГАНОВ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ СУЩНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ОРГАНОВ И СИСТЕМ

В. Г. КАСЬЯНЕНКО

Институт зоологии Академии наук Украинской ССР (Киев)

Разработанные А. Н. Северцовым теоретические положения о полифункциональности органов (или полиморфизме функций), о последовательных изменениях функций, связанных с их усилением, разделением, иммобилизацией или выпадением, проливают яркий свет на историю возникновения различных адаптивных изменений в теле животных в процессе эволюции, на пути и способы развития сложных взаимоотношений между организмом и средой, между формой (структурой) и функцией.

В основе всех частных типов, или принципов филогенетического изменения органов, по мнению А. Н. Северцова, лежит способность функций претерпевать изменения в течение филогенеза и их множественность, причем роль главного действующего начала в прогрессивных изменениях животных играет принцип интенсификации функций (Plate, 1914).

Каждое морфологическое изменение А. Н. Северцов расценивал как способ развития активной функции или пассивного приспособления в полезном для всего организма направлении. Закономерности взаимоотношений между формой и функцией особенно хорошо показаны им в ряде классических работ о происхождении парных конечностей позвоночных.

Особый интерес для освещения дальнейшего развития и дифференцировки конечностей наземных четвероногих в связи с совершенствованием их как опорно-локомоторных органов и нарастанием скорости передвижения представляет установленный А. Н. Северцовым принцип фиксации фаз. Установлено, что в процессе филогенеза наблюдается явление, когда функция сложно построенного органа состоит из отдельных, следующих друг за другом фаз. Такая последовательная смена фаз установлена, в частности, при изучении процесса ходьбы и бега у наземных позвоночных. В процессе филогенеза у них происходит интенсификация функции движения, связанная с переходом от примитивного ползания и полуползания к ходьбе и бегу. При этом переходные фазы обычной ходьбы стопоходящих предков — пальце- и фалангохождение — при увеличении в процессе эволюции скорости поступательного движения становятся (как бы фиксируясь) у оказавшихся в условиях иной среды потомков их постоянными признаками, как, например, пальцехождение современных хищных, фалангохождение копытных. Пальце- и фалангохождение, таким образом, становятся для крупных современных систематических групп животных единственным и постоянным состоянием их конечностей не только при ходьбе и беге, но и в покое, т. е. при статической опоре.

В результате преобразования двучленной системы рычагов — плечо-предплечье (бедро, голень) свободных конечностей стопоходящих в 3—4-членную систему — запястно-пястный (предплюсно-плюсневый) и пальцевой отделы конечностей пальце-фалангоходящих — происходит удлинение конечностей вследствие появления новых подвижных звеньев за счет утраты ими контакта с почвой. Одновременно опорная площадь конечностей уменьшается также за счет редукции боковых лучей с фиксированием тяжести тела на сохраняющих опорную функцию срединных лучах, опирающихся на пальцы или только на конечные фаланги. В связи с этим опорно-локомоторная функция конечностей значительно интенсифицируется, что сопровождается инволюцией одних, иммобилизацией других и прогрессивным развитием третьих компонентов дистальных звеньев конечностей.

Принцип фиксации фаз играл существенную роль в процессе преобразования плавника рыбообразного предка в наземную конечность (Дружинин, 1925, 1933; Манзий, 1959). Исследование изменений, которые претерпели отдельные звенья конечностей современных стопо-, пальце- и фалангоходящих млекопитающих в процессе их эволюции, было в центре внимания нашей лаборатории. С этой целью были проведены широкие сравнительно-анатомические и экспериментальные исследования. Было выяснено, что наиболее значительной перестройке подверглись у млекопитающих промежуточные звенья конечностей и, прежде всего, два сустава, образуемые проксимально и дистально зейгоподием. Это — запястный и локтевой, соединенные костями предплечья, и предплюсневый и коленный, соединенные костями голени. Именно в этих суставах, принимающих нагрузку, под наиболее резкими углами и тушащими тяжесть тела и противоудары от почвы, происходит наиболее энергичная перестройка при переходе от стопо- к пальце-фалангохождению. Сравнительно более консервативны в процессе эволюции шаровидный или приближающийся к нему по форме проксимальный сустав свободной конечности (плечевой, тазобедренный) и суставы пальцев, особенно седловидные межфаланговые.

С отрывом от почвы запястья (предплюсны) и пясти (плюсны) у пальцеходящих, а у копытных и обеих проксимальных пальцевых фаланг наступает ряд сложносочетанных изменений не только в скелете конечностей, но и в других органах движения. Они касаются не только количества, величины, формы и пропорций отдельных звеньев и их компонентов. Возникают адекватно сочетанные с ними изменения в суставном рельефе и характере сочленовных связей, в связочном аппарате, в мышцах и их вспомогательных органах, в сосудистых и нервных аппаратах органов движения. Все эти изменения гармонически сочетаются с адаптивной перестройкой организма в целом, связанной с новой средой обитания, сменой питания и образа жизни. Наиболее резкие изменения претерпевают конечности копытных, характеризующиеся крайней степенью специализации, выражающейся в приобретении сложно комбинированных и направленных движений во всех звеньях, включая шаровидные суставы, а также в автоматизации работы мышечно-сухожильных и связочных аппаратов.

Сравнительно-артрологическими, сравнительно-ангиологическими и экспериментальными исследованиями нашей лаборатории установлено, что каждому из трех основных типов опоры конечностей млекопитающих соответствует свой тип строения суставов и их кровоснабжения. Особенно резко выражена эта зависимость в таких наиболее многочленных и сложно устроенных отделах конечностей, как кисть и стопа. Специфичным здесь является не столько количество слагающих их компонентов, сколько характер их взаимоотношений и питания.

Так, для запястья стопоходящих (Манзий, 1957) установлено наличие трех основных признаков: равномерная проксимальная выпуклость

всех трех этажей сустава; наибольшая суммарная подвижность вокруг трех взаимноперпендикулярных осей, с ведущей поперечной; отсутствие направляющих гребней и желобов.

Для запястья пальцеходящих характерно: появление переднего уплощения в предплечье-запястном и межзапястном суставах (при сохранении проксимальной выпуклости во всех трех этажах запястья). С появлением дорсальных уплощений связано волярное смещение осей флексорно-экстенсорных движений в обоих верхних этажах сустава; ограничение боковых движений, допустимых к тому же только в предплечье-запястном суставе; появление направляющих гребней и желобов в двух других (среднем и нижнем) этажах запястья.

Для запястья фалангоходящих характерны: двояковогнутые сзади и двояковыпуклые спереди проксимальная и дистальная поверхности верхнего ряда запястья; резко выраженное переднее (статическое) уплощение межрядовых суставных поверхностей верхнего и среднего этажей запястья и блоковидность задних отделов этих поверхностей; развитие сагиттальных и косых направляющих гребней и желобов на межрядовых суставных поверхностях обоих верхних этажей и тормозное схождение этих гребней и желобов в области передних уплощений; блоковидность (непарнопалые и мозоленогие), или винтовидность (парнопалые) предплечье-запястного и межзапястного суставов; строго комбинированная направленность флексорно-экстенсорных движений в суставе, обеспечивающая сочетание их с движением вокруг двух других осей координат (вертикальной и сагиттальной). Наибольшего совершенства эта комбинированность достигает в винтовидном запястье парнокопытных.

Специфическими для каждого из трех типов опоры признаками обладают и такие суставы грудной конечности как плечевой (Самош, 1955) и пальцевые (Радиловская, 1953). Так, например, для стопоходящих характерны: наиболее шаровидная головка плечевой кости, почти вдвое превышающая по площади слабо вогнутую впадину лопатки, что обеспечивает наибольшую свободу движений в плечевом суставе этих животных; выраженная шаровидность головок метаподия, со значительным волярным распространением их суставных поверхностей и полное отсутствие или слабое развитие сагиттального направляющего гребня в волярном отделе головок. В случае же наличия гребня — симметрия обоих отделов суставной поверхности как на срединных, так и на боковых лучах.

Для тех же суставов пальцеходящих характерны: эллипсоидная форма головки плечевой кости, с появлением в переднем отделе ее статического уплощения и участие большого бугра плечевой кости в сочленении с лопаткой; приближение головок метаподия по форме к поперечному цилиндру с дорсоволярным увличением его суставной поверхности: наличие сагиттального направляющего гребня на головках метаподия с асимметрией мыщелков, наиболее выраженной на головках метаподия боковых лучей.

И, наконец, для тех же суставов фалангоходящих характерны: опорный тип строения плечевого сустава, приспособленного благодаря уплощению головки плечевой кости (комбинация шара большого радиуса с цилиндром) к длительному статическому обременению. Большой и малый бугры плечевой кости приобретают роль суставных тормозов — ограничителей разгибания. Для пальцевых суставов копытных характерны: цилиндрическая форма дистальных эпифизов метаподия (за исключением боковых лучей четырехпалых копытных); резкая выраженность направляющего сагиттального гребня на дистальных эпифизах метаподия и асимметрия мыщелков этих эпифизов. Каждому из трех основных типов опоры отвечают свои специфические черты и в строении и в функции локтевого сустава.

Яркое отражение каждый из этих типов находит также в строении

суставов тазовой конечности, начиная с шаровидного тазобедренного и кончая типичными гинглимами.

Нарастанию скорости движений при переходе от стопо- к пальце- и фалангохсждению способствует не только удлинение отдельных звеньев конечностей, но и увеличение размаха флексорно-экстенсорных движений в их суставах. Так, если объем этих движений в запястном суставе стопоходящих составляет 90—120°, то у пальцеходящих он увеличивается до 150°, а у фалангоходящих достигает 180—200°. Одновременно совершенствуются и возникают новые направляющие, буферные и тормозные системы суставов; приобретается строгая комбинированность в работе смежных звеньев конечностей; автоматизируется, приобретая все большую неутомимость, мышечная система; адекватно перестраивается кровоснабжение суставов. Рессорно-буферная функция синовиальных менисков и производных синовиальной мембраны достигает максимальной выраженности при переходе к фалангохождению. Несоответствие между суставными поверхностями в запястном и предплюсневом суставах в крайних фазах флексорно-экстенсорных движений достигает своего максимума также у копытных. Это несоответствие, приводящее к разрыву контакта с образованием зияний, обеспечивает состояние вакуума, способствующего перекачиванию синовии из одного отдела сустава в другой. При этом синовия используется как подвижной буфер при попеременном опорном приеме конечностями тяжести тела во время поступательных движений.

Особенно важное значение приобретает комбинированность движений в смежных суставах конечностей, заключающаяся в строгой сочетанной направленности движений вокруг трех взаимноперпендикулярных осей. Такие движения благодаря скошенности направляющих гребней и желобов имеют место у копытных даже в гинглимах. Направленными сложно-комбинированными являются у фалангоходящих и движения в таком «шаровидном» суставе, как тазобедренный. В этом суставе при поступательном движении конечность описывает дугу, вогнутую внутрь, переходя (например, при переднем выносе висящей конечности в позицию нового опорного шага) из разогнуто-отведенного и пронированного состояния — через промежуточную аддукторную фазу — в согнуто-отведенное и супинированное состояние. Этим движениям соответствует форма головки бедренной кости (комбинация шаров разного радиуса и цилиндра), а также топография и сочетанная групповая функция мышц тазобедренного и смежных суставов.

К важным рессорно-буферным приспособлениям конечностей относится также возрастание количества разнонаклонных суставных контактов в кисти и стопе, достигающее максимума в запястном и предплюсневом суставах фалангоходящих. Увеличение количества суставных фасеток в этих суставах происходит главным образом за счет разделения в прошлом целостных суставных поверхностей на десятки более мелких, наклонных и разноплоскостных суставных фасеток, разлагающих (по закону параллелограмма сил) силу тяжести тела и противоударов от почвы на их составные. Рессорная роль таких множественных наклонных фасеточных пар в тугих (плоских) сочленениях очевидна. Наибольшей выраженности это приспособление достигает среди копытных у однопалых форм, утративших в процессе филогенеза четыре пальца из пяти.

Усложнению и дифференцировке суставов конечностей при изменении типа опоры сопутствовала и соответствующая перестройка сосудистой периферии, питающей эти суставы: появление новых и обратное развитие старых сосудов, образование сосудистых сплетений с внутрисуставными коллатералями, преобладающее развитие сосудов, питающих наиболее загруженные отделы суставов.

Особый интерес представляют преобразования сосудистого русла в дистальных звеньях конечностей в связи с неодинаковым участием

каждого из трех отделов стопы и кисти в опоре при стопо-, пальце- и фалангохождении. Вот, что показали исследования сосудов предплюсны, проведенные по нашему поручению М. Ф. Мезенцевым (1955). У стопоходящих, у которых в опоре тазовой конечности участвует вся стопа, включая предплюсну, приток крови к последней осуществляется шестью магистральными артериями голени. Из них только две дорсальные, остальные четыре поверхностные плантарные (суммарный диаметр их значительно больше, чем таковой глубоких артерий).

Отток крови от дистальных звеньев тазовой конечности у стопоходящих происходит преимущественно по поверхностным магистралям. Глубокая венозная магистраль (передняя большеберцовая вена) не вступает в области предплюсны в непосредственную связь с поверхностными венами. Глубокая венозная магистраль (передняя большеберцовая вена) вливается в одну из поверхностных плюсневых вен (во вторую дорсальную плюсневую вену).

У пальцеходящих приток крови к предплюсне осуществляется пятью магистралями[1], участвующими у стопоходящих в питании латероплантарного отдела предплюсны.

С отрывом предплюсны и плюсны почвы улучшаются условия продвижения крови по плантарной поверхности стопы. У фалангоходящих притоком крови к стопе ведают лишь две артериальные магистрали. У парнокопытных это плантарная ветвь a. saphenae и передняя большеберцовая артерия, у непарнопалых — передняя и задняя большеберцовые артерии; последняя развита значительнее. Из поверхностных артериальных магистралей у копытных имеются лишь поверхностные плантарные плюсневые артерии. Поверхностные венозные магистрали предплюсны не редуцируются, играя роль коллатералей для новых глубоких венозных магистралей. Образуются мощные анастомозы в виде венозных синусов.

С уменьшением в области предплюсны, при переходе к пальце- и фалангохождению, количества мышечной ткани (вплоть до полного ее исчезновения у копытных), а также с увеличением открытого угла в голеностопном суставе возрастает значение при сгибательно-разгибательных движениях ритмического напряжения сухожильного аппарата стопы в проталкивании крови по венам. Суставы таким образом приобретают значение пассивных вспомогательных сердец (Касьяненко, 1951).

Обобщая полученные нами данные о структуре предплюсны (Касьяненко, 1950) и ее питании (Мезенцев, 1955) при различных типах опоры, мы приходим к следующим заключениям.

В предплюсне стопоходящих имеет место значительное преобладание массы пяточной кости над таковой таранной и кубовидной, центральной и третьей предплюсневой костей, вместе взятых; объем флексорно-экстенсорных движений в голеностопном суставе вдвое превышает таковой внутрисуставных движений (talus — tc, cub); латеро-плантарный отдел сустава испытывает преимущественную загрузку; явное преобладание размаха подошвенного сгибания над тыльным (если исходной принять фазу покоя стопы).

Именно этим можно объяснить преимущественное развитие у стопоходящих дорсальных предплюсневых артерий, подходящих к предплюсне с тыльной поверхности, а также наиболее богатую васкуляризацию латеро-плантарного отдела предплюсны, функционально наиболее загруженного (преобладание количества сосудов, их суммарного диаметра и густоты сосудистых сплетений).

Иные соотношения имеются в стопе пальцеходящих, у которых, в связи с отрывом предплюсны и плюсны от почвы и уменьшением объема подошвенного сгибания, количество дорсальных сосудов предплюсны уменьшается, а плантарные сосуды (подходящие со стороны осво-

[1] Отсутствует нисходящая ветвь каудальной бедренной артерии.

божденной от опоры подошвенной поверхности стопы), наоборот, прогрессивно развиваются.

С переходом к пальце-, фалангохождению предплюсна, утрачива[я] непосредственный контакт с почвой, приобретает значение амортизатор[а] противоударов, воспринимаемых конечностью от почвы, особенно мощного у копытных. Одновременно усиливается васкуляризация отдело[в] предплюсны, испытывающих все более возрастающую по величине [и] резкости нагрузку.

У фалангоходящих в связи с утратой подошвенного сгибания резк[о] увеличиваются количество и суммарный диаметр плантарных артери[й] предплюсны и развиваются мощные коллекторы венозной крови в вид[е] венозных (дорсального и плантарного) синусов. Движению крови п[о] этим синусам способствуют флексорно-экстенсорные движения и вызываемое ими прожимающее действие особого дистального сухожильно-связочного аппарата, свойственного только копытным.

Таким образом, количество, топография, характер ветвления и взаимосвязи сосудов, питающих суставы конечностей, определяются историей развития, типом опоры и функцией конечностей. С приобретением конечностями наземных позвоночных экстенсорной статики (Мажуга, 1953) и увеличением скорости поступательных движений претерпевает адекватные изменения и кровеносная система конечностей. С появлением у птиц и млекопитающих новых суставов и дифференцировкой их компонентов усложняется и характер кровоснабжения конечностей, основные черты которого определяет прежде всего тип опоры. У животных с конечностями одного и того же типа опоры, но различного происхождения и с неодинаковыми приспособлениями к тому или иному образу жизни имеются, конечно, свои специфические особенности в строении конечностей и их суставов. Так, например, имеются существенные отличия в стопохождении четвероногих млекопитающих и человека, медведя и мелких стопоходящих, у псовых и кошачьих среди пальцеходящих; имеет свои специфические морфологические признаки фалангохождение у непарно- и парнопалых, а среди последних — у мозоленогих. Неодинаков также характер питания суставов у представителей различных по способу передвижения и образу жизни групп в пределах одного и того же типа. Так, например, особое направление приобретает развитие артериальных и венозных магистралей в стопе человека по сравнению с четвероногими стопоходящими. С переходом к ортоградии у человека, стопа которого приобретает сводчатую структуру, происходит редукция поверхностных артериальных магистралей голени и прогрессивное развитие глубоких плантарных артериальных магистралей, исчезает a. saphena, специфично расположены и окружены густыми венозными сплетениями магистральные сосуды в области колена, прогрессивно развиваются три глубокие артерии (обе большеберцовые и малоберцовая), не редуцируются поверхностные подошвенные вены, при одновременно хорошей выраженности глубоких вен возрастает количество анастомозов между поверхностными и глубокими подошвенными венами. Однако независимо от этой частной специфики, от той или иной узкой специализации каждому из трех основных типов опоры соответствуют свойственные ему общие признаки и сочетания признаков в строении конечностей и в их кровоснабжении.

Таково значение для понимания происхождения, строения и функции конечностей животных и человека исследования их в свете установленного А. Н. Северцовым принципа фиксации фаз.

Наряду с изучением влияния смены фаз опоры на строение и функцию конечностей, нами было обращено также внимание на явления утраты и замещения функций, их усиления и ослабления в связи с изменением в филогенезе среды обитания, характера локомоторных и рабочих функций конечностей. Особое внимание при этом было уделено

строению и функции таких рудиментарных образований, как tarsi tibiale в стопе (Касьяненко, 1948), carpi centrale и предпервый луч в кисти (Манзий, 1950). О роли этих образований в функции конечностей современных наземных позвоночных и, в частности, млекопитающих мы до последнего времени по сути дела ничего не знали. Нашими исследованиями установлено, что в стопе большинства современных стопоходящих наряду с tarsi fibulare (calcaneus) и tarsi intermedium (talus) сохранился самостоятельный третий (медиальный) компонент проксимального ряда предплюсны — tarsi tibiale. Располагаясь в суставе медиоплантарно, tarsi tibiale сохранила сочленение с таранной и центральной костями. Известно, что как вариант эта кость может быть самостоятельна у человека и других млекопитающих, однако, как правило, она срастается с центральной костью (tuberositas oss. navicularis).

Утратив в процессе филогенеза сочленение с костями голени, т. е. значение равноценного третьего опорного члена верхнего ряда предплюсны, tarsi tibiale приобрела новую функцию. Войдя в тесную связь с капсулой сустава и сохранив спереди и латерально сочленение с таранной костью, она приобрела у современных млекопитающих важное значение медиоплантарного пружинящего флексорного упора, действующего как амортизатор при внутрисуставных сгибательных движениях.

Дополняя и увеличивая проксимоплантарно суставную впадину центральной кости для головки таранной кости, tarsi tibiale обеспечивает характерный для стопоходящих широкий размах внутрисуставных флексорно-экстенсорных движений в предплюсне. Именно этой функцией tarsi tibiale объясняется наличие ее как самостоятельной кости в суставах современных быстро передвигающихся и совершающих резкие движения пятипалых стопоходящих.

Характерно, что при утрате самостоятельной tarsi tibiale, но при наличии значительного размаха внутрисуставных движений в предплюсне у ряда пальцеходящих (например, у некоторых псовых) роль tarsi tibiale принимает на себя по типу субституции топографически сходный и прилежащий к головке таранной кости медиоплантарный отдел суставной капсулы, с зеркально гладкой суставной (!) поверхностью синовиальной мембраны, несущей здесь механическую функцию. Еще более сложные структурные и функциональные изменения претерпевает в процессе филогенеза центральная кость запястья. Она самостоятельна у всех грызунов, у некоторых насекомоядных и обезьян, а также у одного из копытных (жиряк). О важном функциональном значении carpi centrale свидетельствует количество ее сочленовых связей, порой — со всеми четырьмя этажами запястного сустава, начиная от костей предплечья до костей пясти. Особенно широки эти контакты у заячьих, байбака и других грызунов. У других она срастается или с c. r. (scaphoideum) (человек, некоторые приматы, копытные), или с c. i. (lunatum) (неполнозубые, сумчатые, водяная кутора), или, наконец, с cr+ci[2] (однопроходные, сумчатые, насекомоядные, хищные). Установлено, что как самостоятельная, так и сращенная, но выраженная центральная кость запястья является важным рессорным приспособлением, обеспечивающим пружинное торможение при переразгибании (переднем прогибании) в запястном суставе. В естественной крайней фазе переразгибания она вступает в переднее сочленение с дистальным эпифизом лучевой кости и, действуя под ее нажимом как клин, волярно и дистально (или только дистально) вклинивается внутрь сустава. Раздвигая ряды сустава и кости дистального ряда [c² (trapezoideum) и c³ (capitatum)] и напрягая при этом связочный аппарат запястья, центральная кость обеспечивает тугое эластическое торможение в переразогнутом опорном положении запястья.

У пальцеходящих с утратой переразгибания в запястье carpi centrale

---

[2] Scaphoideum + lunatum.

теряет передний суставной контакт с лучевой кистью, а значит, и роль волярного клина, но сохраняет значение дистального пружинящего клина.

Таков путь смены функции carpi centrale от одного-двух развитых сочленов промежуточного центрального (третьего) ряда запястья предков (centralia s. medialia) до роли важного рессорно-тормозного клина в запястье современных стопо-, пальцеходящих, который продолжает выполнять эту функцию, даже срастаясь с одним из основных компонентов запястья. Смену своей первоначальной (опорной) функции претерпел у млекопитающих и предпервый луч (первый луч некогда семипалой кисти) или преполлекс. Как самостоятельный компонент кисти рудиментарный praepollex, найден у подавляющего большинства современных пятипалых млекопитающих, но опорную функцию он сохраняет у немногих из них (крот, лемминг, бобр). Наиболее сильно развит он у лемминга, будучи длиннее первого луча и оканчиваясь коготком. У бобра он также двучленный и, будучи уплощен, увеличивает рабочую площадь его кисти при плавании. Видоизмененным по форме и функции гомологом предпервого луча является так называемая серповидная кисть крота, увеличивающая рабочую площадь кисти при рытье. У прочих пятипалых млекопитающих предпервый луч утрачивает опорное значение и в результате смены функции приобретает новое значение, образуя защитный внутренний борт волярного направляющего желоба кисти для сухожилий пальцевых флексоров. Именно такова функция двучленного преполлекса у суслика и белки и одночленного преполлекса у других грызунов и выхухоли. У выхухоли и многих грызунов, смыкаясь волярно с добавочной костью запястья, рудимент предпервого луча образует почти сплошное костное кольцо, защищающее и направляющее сухожилия пальцевых флексоров при резких поступательных движениях в воде (выхухоль) и на суше (белка и другие грызуны).

Известно, что у человека и человекообразных обезьян в составе гипотенара имеется рудиментарная мышца с поперечным направлением волокон, непосредственно связанная с кожей. Некоторые авторы (Le Double, 1897 и др.) ошибочно считают эту мышцу чуть ли не новоприобретением человека. Однако среди приматов имеются более примитивные формы (узконосые обезьяны), обладающие второй ладонной короткой мышцей, с тем же направлением волокон, но в составе тенара. Каждая из этих двух мышц при сокращении вызывает образование желобов (складок) ладони в области гипотенара и соответственно — тенара.

В результате исследований нашей лаборатории (Радиловская, 1961) установлено, что указанные мышцы приматов являются рудиментами мышц запястных мякишей предковых форм млекопитающих. Об этом свидетельствует наличие у современных сумчатых пяти развитых мышц мякишей, начинающихся от ладонного апоневроза кисти, включенных в состав запястных мякишей и оканчивающихся на основании когтевых фаланг. Наряду с ними имеется полный состав коротких пальцевых флексоров. Направление волокон всех пяти развитых мышц мякишей продольное. Установлены все промежуточные формы между пятью развитыми мышцами мякишей и одной-двумя рудиментарными m. m. palmares breves приматов. Выяснено, что у современных рептилий дифференцированным мышцам запястных мякишей млекопитающих соответствует сплошной поверхностный мышечный пласт на ладонной поверхности кисти, берущий начало на сухожильном зеркале запястья и оканчивающийся на когтевых фалангах пальцев.

Таким образом, имеются основания предположить, что в процессе филогенеза у наземных четвероногих происходила дифференцировка мышц — производных поверхностного слоя коротких пальцевых сгибателей кисти. Утратив окончания на пальцах и войдя в тесную взаимосвязь с кожей запястных мякишей, эти мышцы соответственно сменили свою функцию. Одновременно сократилось их количество — от пяти до

одного-двух за счет редукции мышц к мякишам срединных лучей. Крайней степени рудиментации и редукции достигли m. m. palmares breves у приматов и человека, у которых эти мышцы могут отсутствовать вовсе. Сохраняясь, они приобретают поперечное направление мышечных волокон. Путь развития функции этих мышц в процессе эволюции может быть охарактеризован как переход от сгибания пальцев, связанного с вонзанием когтей,— к функции кожных мышц запястных мякишей, изменяющих рельеф ладони в направлении формирования провизорных присасывающих или охватывающих движений кисти. Образуемые в результате сокращения этих мышц валики и складки имеют значение своеобразных вспомогательных «пальцев» при манипуляционных и лазающих движениях, дополняющих локомоторные и прочие движения основных опорных лучей.

Подобных мышц нет у плацентарных млекопитающих на подошвенной поверхности стопы, в то время как у рептилий и в рудиментарном состоянии у сумчатых на стопе имеется обособленный поверхностный слой коротких сгибателей стопы. Это подтверждает главное функциональное значение мышц запястных мякишей, заключающееся в обеспечении тех дифференцированных движений пальцев и их мякишей, которые свойственны именно кисти.

Мы имели возможность убедиться, что для освещения путей и способов эволюции функций в филогенезе, наряду со сравнительно-анатомическим методом, много может дать эксперимент. В нашей лаборатории ведутся исследования с целью анализа изменений, происходящих в органах движения под воздействием тренировочных и острых опытов, для выяснения вопросов интенсификации, ослабления и смены функции.

В результате этих опытов нам удалось (опыты Р. Г. Радиловской на собаках, 1954) установить следующие интересные факты, проливающие свет на филогенетические изменения скелета и мышц конечностей при редукции боковых лучей, связанной с переходом к иному типу опоры:

Отклонение дистальных концов срединных метаподиальных костей (III, IV) в направлении отсутствующих (ампутированных) боковых лучей (II, V), напоминающее картину бокового отклонения дистальных эпифизов канона [сросшиеся Mc (Mt) 3+4)] парнокопытных.

Приобретение новых фиксаций на остающихся срединных лучах регенерировавшими сухожилиями мышц ампутированных (боковых) лучей: смена функции этих мышц, вплоть до приобретения функции диаметрально противоположной первоначальной функции тех же мышц (до операции) [3], например, приводящие мышцы ампутированных боковых лучей (II, V) становятся отводящими срединных лучей (III, IV). Смена прикрепления и функции мышц в этих опытах очень напоминает явление переселения у копытных с давно утраченного первого луча на третьей мышце, возникшей в результате слияния нескольких мышц пятипалых, так называемых m. extensor et abductor pollicis longus et brevis, приобретшей в течение филогенеза новую функцию.

В опытах с ампутацией боковых лучей происходит также компенсаторное усиление остающихся срединных лучей.

Анализируя и обобщая полученные нашей лабораторией данные о биологически прогрессивных изменениях конечностей млекопитающих, приобретенных ими в процессе их эволюции, в свете типов, или принципов филогенетического развития, установленных А. Н. Северцовым, а также способов эволюции, разработанных Плате, Дорном и другими авторами, мы еще раз убеждаемся в том, что при биологически прогрессивной эволюции филогенетическое развитие органов и систем определяется приспособительным процессом. Изменения строения и функции органов, происходящие при этом, оказываются биологически полезными животным в новых, измененных условиях в окружающей среде.

[3] Явление, отмеченное нами ранее как «аутоантагонизм» (Касьяненко, 1947).

В процессе преобразований гибкого многолучевого и многочленного плавника в семи- или пятипалую наземную конечность произошли значительные количественные и качественные изменения, прежде всего, сокращение количества лучей и составляющих их компонентов.

С увеличением массы тела и скорости передвижения происходила дальнейшая перестройка конечностей, особенно их дистальных звеньев вступающих в соприкосновение с почвой. Смена и фиксация промежуточных фаз опоры в филогенезе сопровождалась редукцией боковых лучей и уменьшением площади опоры, что способствовало нарастанию скорости поступательных движений[4]. На смену основным качествам плавника предков — многочленности, гибкости, эластичности наземная конечность приобрела опорную прочность и рессорно-буферные качества, достигнутые путем редукции одних и рудиментации и смены функции других звеньев и компонентов звеньев конечностей, а также путем совершенствования системы их скелетных рычагов и мышц в направлении развития наиболее выгодных для наземного передвижения и рабочих функций опорно-локомоторных качеств.

Более сложная перестройка произошла в запястье и предплюсне. Она заключалась в утрате прежних и приобретении новых функций одними и теми же компонентами. Радикально перестраивались также способы соединений костей и мышц, обеспечивающие возрастающий объем движений, скорость и неутомимость животного при стоянии и движении.

Приведенные выше данные о функции некоторых «сверхкомплектных», как их принято называть в анатомии, костей кисти и стопы убеждают нас, что рудиментация органа далеко не означает утраты им функционального значения для организма. Высказывание Осборна, будто рудиментарные органы являются «пенсионерами тела», не выдерживает критики. Утрата функции влечет за собой инволюцию и исчезновение органа в филогенезе, так как прекращается его питание. Если же он из поколения в поколение, хотя и в рудиментарном состоянии, сохраняется, то речь может идти лишь о качественном изменении его функции, а не об ее утрате. При этом значимость для организма измененной или вновь приобретенной функции такого органа отнюдь не определяется его размерами. Наряду с приведенными примерами, достаточно вспомнить в этой связи судьбу остатков респираторного (жаберного) эпителия у современных млекопитающих, составляющего у них основу важнейших эндокринных органов.

Нашими исследованиями на достаточно убедительных примерах показано, что рудиментация органа очень часто в процессе филогенеза приводит к видоизменению его функции или приобретению совершенно новой функции. Эти преобразования строения и функции показаны нами на примерах: фиксации фаз при переходе от стопо- к пальце- и фалангохождению; смены, интенсификации и развития новых функций в процессе эволюции предпервого луча, центральной кости запястья, тибиальной кости тарсального сустава; переселения и смены функций мышц в процессе их рудиментации в филогенезе, а также при регенерации, переселении и смене функции мышц в эксперименте. Показана также адекватная перестройка сосудистой периферии, сопровождающая эволюционные преобразования органов движения. Результаты наших исследований подтверждают значимость и перспективность разработанных А. Н. Северцовым и его школой типов, или принципов филогенетического изменения органов для дальнейшего изучения физиологической сущности приспособительных изменений органов и систем животных и человека, для более глубокого понимания эволюции организма как целого.

Применяя все более совершенные методы исследования, морфологи

---

[4] Эта зависимость кратко, но ярко сформулирована Хауэлом (A. Br. Howell, 1944): «The Smaller the foot — the greater the Speed» (Чем уже стопа, тем больше скорость»).

накопили и продолжают накапливать огромное количество новых описательно-анатомических данных. Однако, не будучи физиологически осознаны и обобщены, эти разрозненные данные представляют часто весьма ограниченную и теоретическую и практическую ценность.

В великое разнообразие открытых и вновь открываемых анатомических, гистологических и эмбриологических фактов необходимо внести закономерный распорядок. Яркие примеры целеустремленных исканий и теоретических обобщений в этом отношении преподали нам такие морфологи-эволюционисты, как братья В. И. и А. О. Ковалевские, И. И. Мечников, П. Ф. Лесгафт, А. Н. Северцов. Использовать их ценное научное наследство и опыт для новых сравнительно-анатомических, эколого-морфологических и функциональных обобщений в современной эволюционной морфологии — наш долг.

ЛИТЕРАТУРА

Дружинин А. Н., 1925. Новые данные об исходном положении конечностей, Тр. II съезда АГЭ, М.— 1933. Общее в строении конечностей, Тр. лабор. эвол. морфол. АН СССР, т. 1, вып. 1, М.

Касьяненко В. Г., 1947. Аппарат движения и опоры лошади (функциональный анализ), Киев, Изд. АН УССР.— 1948. Аналіз скелета заплесна деяких ссавців, Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР, т. 1.—1950. Функциональный анализ суставов тазовой конечности некоторых млекопитающих, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. V.— 1950а. До порівняльної анатомії і функції стопи ссавців, Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР, т. III.

Мажуга П. М., 1953. Кровоснабжение коленного сустава наземных млекопитающих в свете его функции, Зоол. ж., т. XXXI, вып. 4.

Манзий С. Ф., 1957. О приспособительной перестройке запястья млекопитающих в процессе эволюции, Зоол. ж., т. XXXVI, № 1.— 1959. Запястье млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей, Докт. дис., Киев.

Мезенцев М. Ф., 1955. Кровоснабжение предплюсневого сустава млекопитающих в свете строения и функции их тазовых конечностей, Канд. дис., Киев.

Радиловская Р. Г., 1953. Функциональный анализ пальцев некоторых млекопитающих, Зоол. ж., т. XXXII, вып. 5.— 1954. Компенсаторные приспособления мышц и суставов при перестройке пальцевого аппарата, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. XI.

Самош В. М., 1955. Плечевой сустав млекопитающих, канд. дис., Киев.

Howell A. Br., 1944. Speed in Animals, their Specialisation for Running and Leaping, Chicago.

Le Double, 1897. Variations du systême musculaire de l'homme.

Plate L., 1914. Das Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung, 2, Aufl.

PRINCIPLES OF A PHYLOGENETIC CHANGE IN THE ORGANS AND THEIR IMPORTANCE FOR THE PHYSIOLOGICAL ESSENCE OF EVOLUTIONARY TRANSFORMATIONS OF THE ORGANS ANS SYSTEMS

V. G. KASYANENKO

Section of Evolutionary Morphology, Institute of Zoology, Academy of Sciences of the Ukraine SSR (Kiev)

Summary

Results of comparative anatomical and experimental investigations carried by the author himself and in his section on the study of the ways and means of evolutionary transformations of mammalian limbs are summarized in the paper. A characteristic of adaptive changes in the structure of limb joints and in their blood supply is given in relation to different types of support and motion in the light of the principles of phylogenetic changes in the organs which had been stated by A. N. Severtzov.

The role of a change in the function in the adaptive limb transformations is exemplified by rudimentary organs (tarsi tibiale, carpi centrale, praepollex) preserved in recent forms. The pathway of evolutionary transformations of muscles of the digital pads of the hand from five developed muscles with the longitudinal direction of their fibers to one-two rudimentary palmaris muscles of recent primates and humans is elucidated. In acute and training experiments compensatory changes of the skeleton and the change in the function of muscles up to the acquirement of the opposite function (experiments with the amputation of lateral and central radii of the hand and of the foot in puppies) are shown. New data on the physiological essence of adaptive changes in the organs and systems acquired during onto- and phylogenesis are obtained.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

О НЕКОТОРЫХ ПРОЦЕССАХ, ПРОТЕКАЮЩИХ ПУТЕМ ВТОРИЧНОЙ РЕКАПИТУЛЯЦИИ

ОТТО СЛАБЫЙ

Кафедра гистологии и эмбриологии Пльзенского медицинского факультета (Чехословакия)

В 1929 г. Б. С. Матвеев (Matveiev, 1929) описал особый тип рекапитуляции, назвав ее вторичной рекапитуляцией. Б. С. Матвеев установил, что у рыб, у которых развивается аппарат Вебера, т. е. главным образом у Cyprinidae и у Amiurus, происходит парная закладка позвоночных дуг краниальных позвонков. Таким образом, в течение онтогенеза этих рыб ему удалось наблюдать в краниальных позвонках рекапитуляцию двойной закладки. Это интересный пример рекапитуляции, так как у остальных групп рыб диплоспондилия не обнаруживается даже на ранних стадиях морфогенеза. Исходя из этого, автор считает, что позвоночник Teleostei сохраняет способность закладки диплоспондильных дуг позвонков в латентном состоянии, т. е. в состоянии проспективной потенции. У рыб, которые имеют аппарат Вебера, эта проспективная потенция может проявиться и образовать диплоспондилию путем сдвига морфогенеза передних позвонков на ранние стадии. Следовательно, под вторичной рекапитуляцией Б. С. Матвеев подразумевает такой ее тип, когда в онтогенезе потомства первичный признак, имевшийся у очень далеких предков и исчезнувший у ближайших родственнных форм, опять появляется как результат гетерохронии, когда закладка органа сдвигается на более ранние стадии развития. Вследствие этого развитие удлиняется, и первичный анцестральный признак, который был в латентном состоянии, проявляется снова.

В этой работе мы описываем несколько сходных случаев рекапитуляции, когда определенный анцестральный элемент не проявляется ни у ближайших родственных форм, ни у близких предков, несмотря на то, что он имелся у далеких предков. В работе о морфогенезе и эволюционной морфологии запястья овцы мы установили наличие изолированного интермедия на ранних стадиях морфогенеза (рис. 1 и 2, *1*). С точки зрения филогенеза интермедий является очень старым карпальным элементом. Обращается на него внимание и в новейших теориях, в которых предполагают возникновение хейроптеригия из плавника Rhipidistii из группы Crossopterygii, главным образом из рода Eusthenopteron. Здесь скелетные элементы в дистальном направлении дихотомически разветвляются, и одна из этих ветвей считается гомологичной с интермедием Tetrapoda (интермедиальный луч). Этот интермедиальный луч хорошо виден на ранних стадиях морфогенеза запястья овцы (рис. 2, *2*). Мы установили, что у эмбриона длиной 24 *мм* от дистального конца бластомы локтевой кости отходит косой мостик сгущенной мезенхимы, который в радиодистальном направлении доходит до мезенхимного заложения первого и второго лучей (рис. 2, *2*). Следует обратить внимание на

то, что некоторые авторы (Schmidt-Ehrenberg, 1942; Steiner, 1942) также считают ладьевидную кость деталью этого интермедиального луча. В поздних стадиях интермедиальный луч в закладке запястья перестает быть непрерывным, но появляющаяся закладка ладьевидной кости у эмбриона длиной 34 *мм* является частью этого косого мезенхимного мостика, который представляет собой анцестральный интермедиальный луч. У эмбриона 27 *мм* длиной появляется еще один новый элемент,

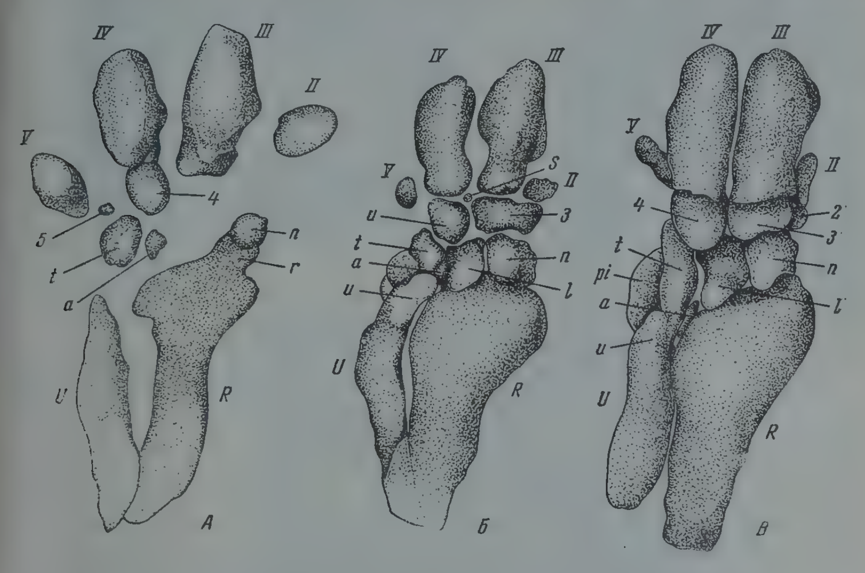


Рис. 1. Пластическая реконструкция запястья зародыша овцы

А — основание антеподия, автоподия и метаподия правой передней конечности с волярной стороны (длина зародыша 27 *мм*); *Б* — хрящевое основание дистальной области антеподия, автоподия и метаподия левой передней конечности с дорсальной стороны (длина зародыша 34 *мм*); *В* — хрящевое основание дистальной области антаподия, автоподия и метаподия левой передней конечности с дорсальной стороны (длина зародыша 38 *мм*)

расположенный непосредственно радиально по отношению к закладке os triquetrum и сначала кажущийся радиальной частью какого-то triquetrum bipartitum. Этот интересный элемент мы обнаружили и у зародыша длиной 47 *мм*, где он еще полностью изолирован и достиг такой же степени хрящевой дифференциации, как и остальные запястные элементы (рис. 1 и 2, *1*). Здесь он теряет связь с os triquetrum, следовательно, уже не может быть частью какого-то triquetrum bipartitum, и теперь лежит непосредственно радиально от processus styloides ulnae. Только у эмбриона длиной 57 *мм* он сливается с triquetrum, который в результате этого располагается как длинный отросток в промежутке между лучевой и локтевой костями (рис. 2, *3*). Речь идет об элементе, который соответствует интермедию конечности Tetrapoda и заодно элементу, который назван Пфитцнером (W. Pfitzner, 1900) os triangulare. Оставим в стороне вопрос о правильной интерпретации os lunatum carpi. Напомним только что по данным последних работ (Holmgren, 1952 и его школа), os lunatum или, по крайней мере, ее дистальная часть соответствует централи 1, т. е. основной из централей, от которой ответвляются остальные. Мы не сомневаемся в том, что запястье овцы как часть адаптивно измененной конечности в значительной степени эволюционно специализировано и представляет собой продолжающуюся идиоадаптацию в понятии А. Н. Северцова, т. е. показывает высокую степень прогрессивно развивающегося приспособления к определенным внешним условиям, к определенному образу жизни, к определенной функции. Еще интереснее то,

что при высоко развитой специализации неожиданно появляется тако примитивный анцестральный элемент, как интермедий в своем перв начальном положении и в типичных топографических взаимоотношения: т. е. в дистальной области промежутка между лучевой и локтевой ко стями. Похожий изолированный интермедий не был обнаружен до си пор в близких родственных видах. Его нет у Sus, где бы мы могли ожи дать более примитивных отношений, и, тем более — анцестральный ин термедий. Не нашли его также и другие авторы (Holmgren, 1952; Roser berg, 1873; Baur, 1884; Popova, 1913; Suschina-Popova, 1914—1915 Schmidt-Ehrenberg, 1942). Мы говорили, что изолированный интермеди у Ovis к концу морфогенеза сливается с triquetrum и образует отросток достигающий промежутка между лучевой и локтевой костями. Похожи отросток длиной 22 *мм* Хольмгрен нашел у эмбриона Procavia capensis Он писал, что этот отросток напоминает интермедий. Наше открыти изолированного интермедия у Ovis подтверждает его предположение Хольмгрен изображает и описывает такой же отросток os triquetrum зародыша Bos длиной 40 *мм*, но все же он не обнаружил изолированны интермедий в ранних стадиях. По его мнению, этот отросток типичн развит у эмбриона Tragulus memminna длиной 33 *мм*. Но опять-так на ранних стадиях морфогенеза он не был найден ни как отросток, н как самостоятельный элемент.

Как же выглядят теперь взаимоотношения в низших группах млекопитающих, у которых запястья не имеют такой высокой степени адаптации. У Pedetes caffer и у Bathyergus janetta Хольмгрен нашел самостоятельный интермедий, который расположен так же, как у Ovis, и позднее сливается с os triquetrum. Самостоятельную закладку этот автор нашел и у Mus и у Talpa, причем у них она находится в непосредственной близости с дистальным концом лучевой кости и имеет топографическое отношение к os naviculare и к os lunatum. Мы установили, что у овец идиоадаптационные изменения наступают очень рано. Уже в самом начале морфогенеза исчезает первый пальцевой луч, carpale 2, тогда как carpale 3 разрастается, образуя прочную основу для адаптационно измененных пястных костей.

Интересно, что в течение морфогенеза значительно вторично измененного запястья появляется ранняя закладка самостоятельного (вплоть до поздних этапов морфогенеза) изолированного интермедия, который в такой примитивной форме не появляется у близко родственных видов, а встречается в группах, стоящих значительно ниже в системе, например, у насекомоядных и у грызунов.

Другим примером прерывистого филогенетического развития, который можно проследить на основе рекапитуляции, является наличие парасептальных хрящей у зародышей таких высоко организованных птиц, как Passer. Парасептальные хрящи морфологически представляют собой часть дна носовой полости. Свое название они получили от Спургата (F. Spurgat, 1896), который определил их как образования, лежащие по сторонам или каудально, либо по сторонам и каудально от хряща носовой перегородки. С филогенетической точки зрения это старые образования, так как они появляются уже у Urodela и, кроме того в течение морфогенеза встречаются у пресмыкающихся и млекопитающих. Первоначальный парасептальный хрящ располагается по всей длине вентрального края носовой перегородки от lamina transversalis anterior вплоть до задней стенки полости. Такие примитивные взаимоотношения были обнаружены, например, у Lacerta, Sphenodon и Chrysemys (De Beer, 1930, 1937), из млекопитающих у Halmaturus (Seydel, 1896), Trichosurus (Broom, 1909), Lepus (Voit, 1909), Felis (Zuckerkandl, 1908; Terry, 1917), Erinaceus, Cavia (Zuckerkandl, 1908), Manatus (Matthes, 1912), Microtus (Fawcett, 1917), Mycetes, Xerus (Fawcett, 1923). Цукеркандль обозначил это примитивное состояние у Felis как cart. paraseptalis communis.

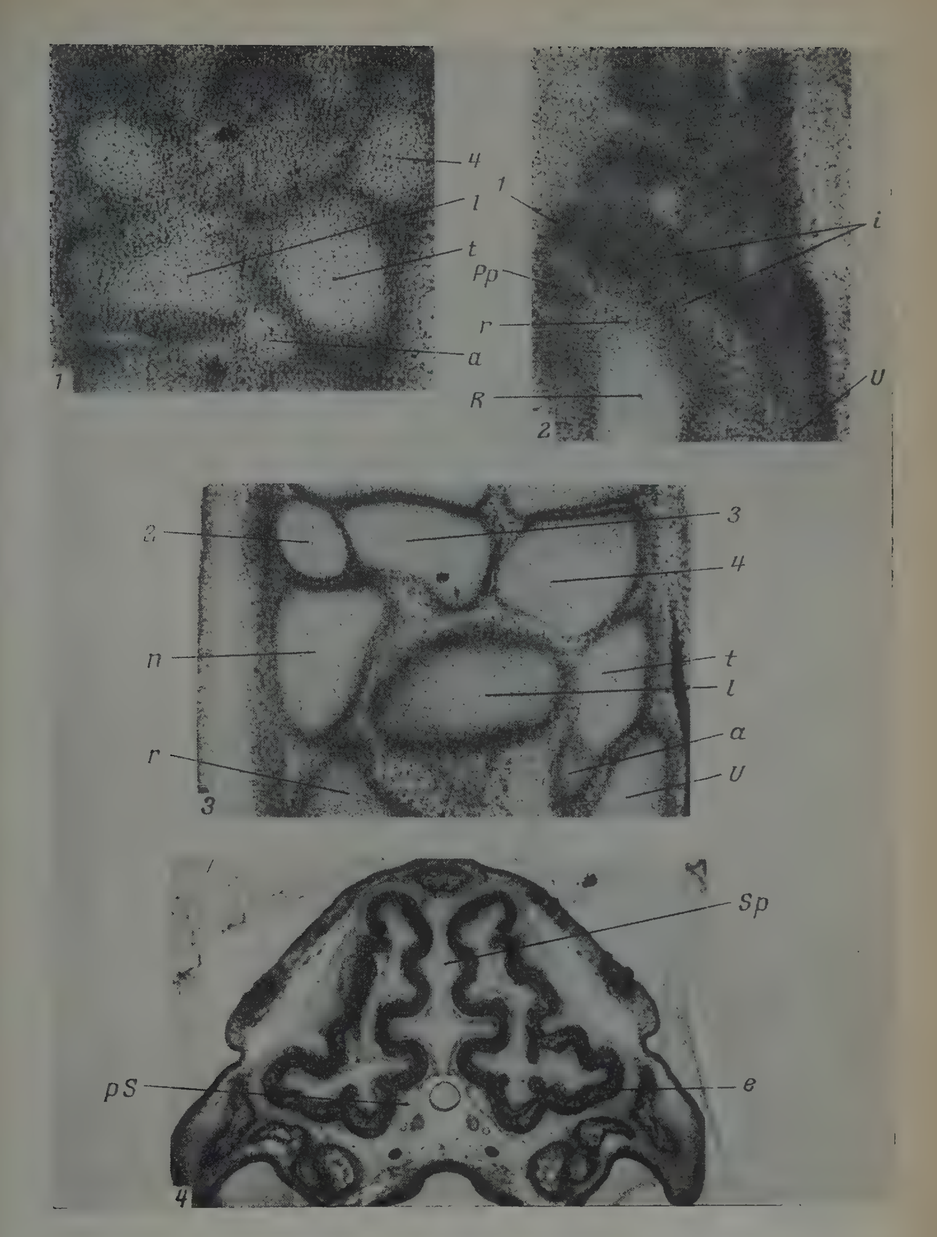


Рис. 2. Поперечный (*1*, *2*, *4*—*6*) и поверхностный (*3*) разрезы

1 — основание автоподия левой передней конечности зародыша овцы длиной 34 *мм*; *2* — основание автоподия правой передней конечности зародыша овцы длиной 27 *мм*; *3* — основание автоподия левой передней конечности зародыша овцы длиной 47 *мм*; *4* — ростральная область основания носовой капсулы зародыша домового воробья длиной 20 *мм*; *5* — области органа Якобсона зародыша Recurvirosta avosetta длиной 28 *мм*; *6* — области органа Якобсона зародыша Podiceps ruficollis длиной 24 *мм*

ja
a1
5
ja
Sp
a1
6

В других случаях, например, у некоторых насекомоядных, закладки парасептальных хрящей четко разделены на передние и задние.

О морфологическом происхождении парасептальных хрящей не было единого мнения. Некоторые авторы (Mihalkovicz, 1894; Spurgat, 1896) считали их первоначальной частью septum nasi, потерявшей прежнюю связь с этой перегородкой. Иные авторы считали, что они образуются из cornua trabeculae, которые в свою очередь являются анцестральной закладкой trabeculae cranii и, тем самым, вероятно, от какой-то премандибулярной бранхиальной дуги. Некоторые же авторы, например, Цукеркандль (l. с.) предполагали, что парасептальный хрящ образуется из части дна носовой полости. Другие (De Beer, 1937) считают, что парасептальные хрящи представляют собой остатки медиальной стены носовой полости. В нашей работе о раннем развитии носовой полости у человека мы пришли к заключению, что парасептальные хрящи не имеют отношения к собственной перегородке, связаны лишь с ее вентральной областью. Последняя, однако, с морфологической точки зрения отвечает анцестральным trabeculae cranii, из которых развилась расширенная вентральная часть перегородки. Таким образом, мы считаем, что парасептальные хрящи — морфологическое отклонение первоначального дна носовой полости, а не отклонение перегородки.

Мы уже сказали, что парасептальные хрящи в примитивном состоянии появляются у пресмыкающихся. У птиц же, которые объединяются с пресмыкающимися в одну группу — Sauropsida, они были найдены до сих пор только у Apteryx (Parker, 1891), у Rhea и Dromaeus (Lang, 1956) и у Passer (Lang, 1955). Бросается в глаза их спорадическое и эволюционно-прерванное появление у птиц. Мы исследовали отношения морфогенеза дна носовой полости у многих птиц (Phalacrocorax carbo, Turdus merula, Ardea cinerea — Slabý, 1951, 1951 a, 1954). Искали мы парасептальные хрящи и у птиц, у которых изучалось развитие органа Якобсона, о чем будет сказано ниже (Larus ridibundus, Fulica atra, Corvus frugilegus, Sturnus vulgaris, Podiceps ruficollis, Recurvirostra avosetta, Asio otus — Slabý, 1955, 1959). Парасептальные хрящи иногда находятся в непосредственном топографическом отношении к органу Якобсона и были названы также хрящами Якобсона. Безрезультатно мы искали их у одного зародыша пеликана. Поэтому очень интересен тот факт, что парасептальные хрящи внезапно появляются, несмотря на их открытие у Apteryx, Rhea и Dromaeus, у такого специализированного и так высоко стоящего в системе вида, как Passer (рис. 2, *4*). Тем не менее мы их не нашли у родственных Corvus, Sturnus и Turdus. Парасептальные хрящи мы нашли также у нескольких зародышей Passer domesticus (рис. 2, *4*). При этом носовая полость опять проявляет высокую степень идиоадаптации.

Итак, перед нами опять встает вопрос, как объяснить внезапное появление парасептальных хрящей у эволюционно высоко специализированных птиц, когда у примитивных групп и групп близко родственных их нет. Можно предположить, что закладка парасептальных хрящей существует в латентной форме в индифферентной мезенхиме дна носовой полости, а у низших птиц и у воробья их морфогенез осуществляется. Конечно, необходимо изучать гетерохронию в морфогенезе парасептальных хрящей других Passeres.

Интересной проблемой с точки зрения эволюционной морфологии является развитие органа Якобсона у птиц. Этот орган можно определить как отклонение чувствительного обонятельного эпителия носовой полости в направлении к медиальной стороне, т. е. к носовой перегородке, расположенной вентрально и рострально. Этот орган в своем окончательном развитии имеет форму трубки или мешочка у некоторых пресмыкающихся и млекопитающих или же представляет собой простое впячивание эпителия (Amphibia, Crocodilia). Орган Якобсона появ-

ляется сначала у земноводных, потом у пресмыкающихся и млекопи
тающих, но только у взрослых форм. Максимума развития он достигае
у пресмыкающихся. Тем поразительнее то, что у птиц были обнаружен
до недавнего времени только следы органа Якобсона в самых ранни
стадиях зародышевого развития, за исключением Phalacrocorax carb
где был прослежен его рудимент до сравнительно поздних стадий мор
фогенеза (Frankenberger). Нам удалось обнаружить хорошо выражен
ную закладку органа Якобсона у Larus ridibundus, Fulica atra, Podicep
ruficollis, Recurvirostra avosetta (Slabý, 1955, 1958), Ciconia alb
(рис. 2, *5*, *6*).

Орган Якобсона в этих случаях представляет собой продолговаты
удлиненный слепой канал, покрытый многослойным цилиндрически
кубическим и плоским эпителием и ростральным концом связывающи
ся с отверстием эпителиальной носовой трубки. Мы установили, что ра
витие органа Якобсона у птиц было ограничено интенсивными морфоло
гическими изменениями в процессе эмбрионального развития, потом
что в период филогенеза птицы приспособлялись к особым жизненны
условиям в новой внешней среде — в воздухе. Между многими другим
изменениями была здесь, прежде всего, необходимость в улучшении зр
ния. Это изменение функции привело к изменению формы, к усовершен
ствованию и увеличению глаза. Целью адаптационных изменений в ор
ганизме было максимальное уменьшение веса отдельных органов, усо
вершенствование регуляции равновесия, возможность быстро передви
гаться в воздухе и т. д., но прежде всего усовершенствование зрени
Итак, увеличение глаза, исчезновение зубов, увеличение мозга и пне
матизация костей стали основными адаптационными признаками голо
вы птиц. В качестве приспособления к этим новым условиям возник ти
пичный тропибазальный птичий череп с высокой межглазничной пере
городкой. При этом собственная эпителиальная область носовой трубк
выдвинулась дорсально, а в связи с этим и закладка органа Якобсон
выдвинулась дорсально и каудально. У разных групп птиц в процесс
их филогенетического развития по-разному уменьшалась обонятельна
область, ее ростральные границы постоянно отодвигались назад; поэто
му образовалось обширное пространство перехода индифферентного эпи
телия в эпителий обонятельный (или в эпителий дыхательных путей
Именно в этой области мы нашли у описанных выше видов закладк
органа Якобсона, который в филогенетическом развитии безусловно яв
ляется структурой редуцирующейся.

Мы должны принять во внимание то, что систематическое раздел
ние класса птиц как ветви подтипа позвоночных очень проблематичн
Очевидны различия у остальных классов позвоночных, которые явн
противоречат морфологическим различиям между отдельными рядам
птиц. Различия между так называемыми рядами птиц часто не бываю
так явно выражены, как между другими системными единицами, н
пример, у млекопитающих. Теперь очевидна спорадичность, прерыв
ность появления органа Якобсона в процессе морфогенеза различны
групп птиц. Его бросающаяся в глаза закладка, сохраняющаяся до вы
лупления (а также и у зрелых форм, как показывают наши последую
щие наблюдения), была обнаружена до сих пор только у представит
лей следующих рядов: Steganopodes (Phalacrocorax; Frankenberge
1942), Longipennes (Larus), Gressores (Ardea), Gruiformes (Fulica), C
lymbiformes (Podiceps), Limicolae (Recurvirostra). В противоположност
им этот орган не был обнаружен у Galliformes (Gallus; Cohn, 1903), A
seres (Anas; Grewe, 1951), Oscines (Turdus, Corvus, Sturnus; Slab
1955), Strigiformes (Asio otus; Slabý, 1958), только лишь в самом начал
морфогенеза носовой полости встречались его следы. Нам кажетс
что нельзя разделять птиц на группы филогенетически старшие и мла
шие по наличию органа Якобсона. Например, очевидно его отсутствие

поздних стадиях морфогенеза у Anas. Скорее всего закладка органа Якобсона существует в каком-то латентном периоде при ростральной границе редуцирующейся обонятельной области эпителиальной носовой трубки и развивается там, где тропибазальность и другие ценогенетические признаки не достигли такой степени, чтобы заглушить его развитие. Очевидно его появление у видов, экологически связанных с водой. Интересно еще одно явление, которое мы считаем прерванной рекапитуляцией. В ранних стадиях развития, например, у Larus, у эмбриона длиной 6 *мм* орган Якобсона закладывается в ростральных отделах обонятельной ямки в форме ясно выраженного углубления в ее медиальной стенке. Сходно закладывается этот орган и у Lacerta. В дальнейшем процессе морфогонеза обонятельная ямка углубляется и разрастается значительно дорсальнее. В связи со значительным дорсальным перемещением, которое является рекапитуляцией измененного филогенетического вторичного перемещения обонятельной области значительно дорсальнее и назад под влиянием вторичных адаптаций, закладка органа Якобсона тоже перемещается дорсальнее в процессе морфогенеза. При этом все-таки очевидно, что закладка этого органа в различных стадиях проявляется с разной интенсивностью. Иногда он едва заметен, почти совсем исчезает, иногда это ясно выраженный, хорошо развитый, а к концу морфогенеза, когда эпителиальная носовая трубка уже сформирована, всегда окончательно развитый орган. Можно придти к выводу, что орган Якобсона присутствует на ростральной границе эпителиальной носовой трубки в латентном состоянии, что при его образовании есть какая-то проспективная потенция, что его закладка не образуется там, где ей препятствуют ценогенетические изменения при переустройстве и перемешении обонятельной области дорсальнее и что они опять появятся там, где эти изменения перестанут влиять на нее.

Мы указали на несколько случаев, до некоторой степени определяющих особый тип рекапитуляции, которую Б. С. Матвеев в 1929 г. назвал вторичной рекапитуляцией. Он описал этот тип рекапитуляции, когда исследовал развитие аппарата Вебера у Cyprinidae, т. е. органа, который представляет собой характерную эволюционную адаптацию. Из приведенных нами примеров видно, что явления вторичной рекапитуляции все без исключения связаны не только с высокой степенью адаптации, с идиоадаптационными процессами, как писал А. Н. Северцов, но и с определенной степенью специализации. Мы не сомневаемся в том, что запястье овцы, где мы обнаружили изолированную закладку примитивного интермедия,— эволюционно высоко специализированная структура, что носовая полость у Passer также является органом высоко специализированным, значительно вторично измененным. Это относится и к развитию органа Якобсона у птиц, где он спорадически появляется у отдельных групп в процессе морфогенеза, иногда только ко времени вылупления и даже созревания. Этот процесс является следствием значительной специализации: увеличения глаза, исчезновения зубов, увеличения мозга, пневматизации костей, увеличения тропибазальности черепа и последующего наружного выдвижения обонятельной области эпителиальной носовой трубки более дорсально и каудально.

Следовательно, мы подходим к проявлению определенных закономерностей в процессе вторичной рекапитуляции: они сопровождают эволюционные процессы, направленные к идиоадаптациям или к специализации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы описали несколько случаев, которые, по Б. С. Матвееву, можно назвать вторичной рекапитуляцией, т. е. такой, когда определенный анцестральный элемент не появляется ни у близких родственных форм, ни у близких предков, несмотря на то, что имелся у далеких предков. Мы

установили, что в ранних стадиях морфогенеза эволюционно специали- зированного запястья овцы появляется изолированный интермедий, ко- торый в таком примитивном положении, внешнем виде, взаимоотноше- нии и изолированности не появляется ни у родственных, ни у некоторы эволюционно более низких групп. Далее мы обратили внимание на по- явление cartilago paraseptalis в высоко специализированной носовой по- лости у Passer. Эти образования не появляются не только у птиц, наи более родственных этому отряду, но и у птиц, стоящих эволюционн ниже. Наблюдение за развитием органа Якобсона в поздних стадия морфогенеза у птиц показало, что его появление спорадично. У некото- рых групп этот орган появляется, у других не появляется, без какого-т определенного эволюционного отношения, по всей вероятности, завися- щего от степени воздействия вторичных ценогенетических признаков. В всех этих случаях можно предполагать, что соответствующие форми имеются там, где они морфологически не проявляются, в латентном со- стоянии (эпителиальные или мезенхимные образования). Как пише Б. С. Матвеев — сохраняется проспективная потенция соответствующе формы развития.

Объяснения обозначений на рисунках

a — os intermedium, a_1 — anlak, *e* — эпителиальная носовая трубка, *i* — анцестральны луч интермедиальный, *ja* — орган Якобсона, *l* — lunatum, *n* — naviculare, *pi* — pisiforme *Pp* — praepollex, *ps* — cartilago paraseptalis, *r* — radiale, *R* — radius, *s* — capitatum se cundarium (accessorium), *sp* — septum nasi, *t* — triquetrum, *u* — ulnare, *U* — ulna, *I*, *I* *III*, *IV*, *V* — metacarpalia, *2*, *3*, *4* — carpalia distalia

ЛИТЕРАТУРА

Baur G., 1884. Der Carpus der Paarhufer, Eine morphogenetische Studie, Morpho Jb., IX.

Beer, de, G. R., 1926. Studies of the Vertebrate Head. II. The Orbitotemporal Regio of the Skull Quart, J. microscop. Sci, 70.— 1937. The Development of the Vertebrat Skull, Oxford.

Broom R., 1909. Observations on the Development of the Marsupial Skull, Proc. Lin Soc. N. S. W., 34.

Fawcett E., 1917. The Primordial Cranium of Microtus amphibius (Water Rat), J Anat. Lond., 51.— 1923. The Primordial Cranium of Xerus (Spiny Squirrel) at th 17 mm and 19 mm Length Stages, Ibidem, 57.

Holmgren N., 1952. An Embryological Analysis of the Mammalian Carpus and it Bearing upon the Question of the Origin of the Tetrapod Limb, Acta Zool., XXXII

Lang Ch., 1955. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes von Melopsi taccus undulatus, Morph. Jb., 94.— 1956. Das Cranium der Ratiten mit besondere Berücksichtigung von Struthio camelus, Z. wiss. Zool., 159.

Matthes E., 1912. Regio ethmoidealis und Primordialcranium von Manatus, Z. Med. 48, Jena.

Matveiev B. S., 1929. Die Entwicklung der vorderen Wirbel und des Weberischen Appa rates bei Cyprinidae, Zool. Jb., 51.

Mihalkowicz V., 1899. Nasenhöhle und Jacobsonisches Organ, Anat., H. 11.

Parket T. J., 1892. Observation on the Development and Anatomy of Apteryx, Philos Trans., Bd. 182.

Pfitzner W., 1900. Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Extremitätenskeletts VIII. Die morphologischen Elemente des menchlichen Handskelletts. I. II, Z. Morphol Anthropol, II.

Popowa N., 1913. Zur Morphologie des Extremitätenskelettes des Artiodactyla Sus un Bos, Anat. Anz., XLIII.

Rosenberg A., 1873. Ueber die Entwicklung des Extremitätenskelettes bei einige durch Reduktion charakteristischen Wirbeltieren, Z. wiss. Zool., XXIII.

Sewertzow A. N., 1931. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution, Jena.

Seydel O., 1896. Ueber die Nasenhöle und das Jacobsonische Organ der Land un Sumpfschildkröten. Festschrift zum 70. Geburstag von G. Gegenbauer, 2.

Schmidt-Ehrenberg E. Ch., 1942. Die Embryogenese des Extremitätenskelette der Säugetiere, Rev. Suisse Zool., 49.

Slabý O., 1951. Le dévoleppement du chondrocrane du cormoran (Phalacrocorax carbo L.) au point de vue de l'évolution, Bull. intern. Acad. tcheque Sci., 52.— 1951a. O chondrifikaci primordiálního krania u kosa (Turdus merula L.) s hlediska fylogenetické a oekologické morfologie.— On the Chondrification of the Primordial Cranium of the Blackbird (Turdus merula L.), Sylvia, 13.— 1954. Morfogenesa epitheliálni trubice nosní a chrupavčitého pouzdra nosniho u volavky popelavé Ardea cinerea L. Morphogenesis des epithelialen Nasenschlauchs und der knorpligen Nasenkapsel beim Fischreicher (Ardea cinerea L.), Čsl. Morfol., 3.— 1955. O vývoji Jacobsonova orgánu u ptáků.— The Development of Jacobson's Organ in Birds, Ibidem, 3.— 1958. O časné morfogenese rostrální oblasti trabekulí a nosní přepážky člověka.— Morphogenesis of the Rostral Portion of the Trabeculae and the Nasal Septum in Man, Ibidem, 6.— 1958a. O časném vývoji stropu a zevní stěny nosního pouzdra člověka. The Early Development of the Wall and the Nasal Capsule in Man, Ibidem, 6.— 1958b. O časné morfogenese chrupavčitých elementů spodiny nosního pouzdra člověka.— The Early Morphogenesis of the Cartilaginous Elements of the Floor of the Nasal Capsule in Man, Ibidem,— 1958c. Morfogenesa a evoluční morfologie karpu ovce.— Morphogenesis and Evolution Morphology of the Carpus of the Sheep, Čs. morfol., 6.— 1960. Die frühe Morphogenesis der Nasenkapsel beim Menschen, Acta anat., 42.

Spurgat F., 1896. Nasal Capsule and Paraseptal Cartilages, Morph. Arb., 5.

Steiner H., 1942. Der Aufbau des Säugetier-Carpus und Tarsus nach neueren embryologischen Untersuchungen, Rev. Suisse Zool., 49.

Suschkina-Popowa N., 1914—1915. Die Ontogenese des Extremitätenskeletts von Sus und Bos, Bull. Soc. imp. Nat. Moscou.

Terry R. J., 1917. The Primordial Cranium of the Cat, J. Morphol., 29.

Voit M., 1909. Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen, Anat., H. 38.

Zuckerkandl E., 1896. Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle. 2. Aufl. (Wien, 1893).— Geruchsorgan Ergebn., Anat. Entw. Gesch., 5.— 1909. Ueber den Jacobsonschen Knorpel und die Ossifikation des Pflugscharbeines, S. B. Akad. Wiss. Wien, 117.

ON SOME PROCESSES THAT RUN BY MEANS OF THE SECONDARY RECAPITULATION

OTTO SLABY

Department of Histology and Embryology, Medical Faculty of Pilzen (Szechoslovakia)

Summary

We have described several cases that can be termed secondary recapitulation in the sense of Matveyev. Matveyev has understood under the term of secondary recapitulation such a type of recapitulation where in the ontogenesis of descendants a primary feature which had been present in very remote ancestors and had vanished in the nearest related forms appears once again, namely as a result of heterochronies, the anlage stage of the organ having been shifted on to very early stages. In our paper we point out some cases of recapitulation, in the course of which the certain ancestral element appears neither in the nearest relatives nor in the close ancestors, having been present in very remote ones. Thus we have discovered in early stages of the morphogenesis of the developmentally specialized sheep carpus the appearance of an isolated intermedium which in such a primitive form, position, topographical relation and isolation turns up neither in related groups nor in any evolutionarily lower ones. Further the appearance of cartilago paraseptalis and the highly specilized nasal capsule in Passer has been drawn attention to. These formations do not appear in the most closely related birds only, but also in those ranking much lower in development. The tracing of development in the organ of Jacobson in the late morphogenesis stage has proved that its appearance is a wholly discontinual one. It appears in some groups and does not appear in others, evidently in accordance with the degree of the effect of caenogenetic features. In all these cases the respective morphologic formations can be supposed as present — even though they do not appear morphologically — in a latent stage both in epithelial formations and in mesenchymal ones. Some prospective potency to develop the respective formation persists here — as Matveyev says.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

О ЗАВИСИМОСТИ РАЗВИТИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА ПОЗВОНОЧНЫХ ОТ ТЕМПОВ РАЗВИТИЯ ОРГАНОВ ЧУВСТВ И УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Б. С. МАТВЕЕВ

Биолого-почвенный факультет Московского государственного университета

В конце 1961 г. исполняется 25 лет со дня смерти А. Н. Северцова (19 декабря 1936 г.), который 50 лет назад, в 1912 г., в «Этюдах по теории эволюции» сформулировал положение о том, что «...эволюция совершается путем изменения хода онтогенеза». Это высказывание направило внимание биологов всех специальностей на изучение закономерностей индивидуального развития и их связи с процессами, протекающими в историческом развитии. Почти одновременно с этим И. П. Павлов (1910) при обосновании учения о высшей нервной деятельности подчеркнул, что при исследовании деятельности центральной нервной системы физиология должна «...точно сопоставлять изменения во внешнем мире с соответствующими изменениями в животном организме и устанавливать законы этих соотношений».

В литературе, посвященной филогенетическому развитию позвоночных животных, прогрессивное преобразование головного мозга тесно увязано с эволюцией органов чувств и с условиями жизни родоначальных предковых групп. Во все учебные руководства вошла схема развития трех эмбриональных пузырей головного мозга позвоночных как первичных центров трех органов чувств — обоняния, зрения и слуха. А. Н. Северцов еще в 1914 г. в «Современных задачах эволюционной теории» дал биологическое объяснение процесса церебрализации как приспособления организации двусторонне-симметричного предка черепных позвоночных к свободному, подвижному образу жизни. Активное движение животного передним концом вперед вызвало там концентрацию рецепторов, получающих восприятия от внешнего мира, а прогрессивное развитие органов чувств вызвало прогрессивную дифференциацию соответствующих им чувствующих и двигательных центров в центральной нервной системе. Эти филогенетические построения основаны на эмбриологических данных. Напомню гипотезу Гессе о первичной рецепторной функции нервной пластинки как рецептора световых раздражений, с превращением светочувствительных клеток у ланцетника и других бесчерепных в глазки. При дальнейшей локализации зрительной функции на переднем конце тела она сохранилась в области промежуточного и среднего мозга и привела к развитию парных глаз и теменных органов зрения. На эмбриологических данных построены также теории происхождения органов обоняния и стато-акустического органа позвоночных.

В последнее время появилось много эколого-морфологических работ, устанавливающих связь строения головного мозга и органов чувств с экологией животных: по рыбам — Е. Н. Павловский и

М. М. Курепина (1953), Р. Я. Брагинская (1948), А. П. Андрияшев (1944), А. Н. Световидов (1953), Н. Н. Дислер (1960), Н. И. Драгомиров (1957), И. А. Садов (1954); по птицам — Д. Н. Гофман (1948), Л. К. Шапошников (1953, 1954), Т. А. Скворцова (1956), А. Портман (A. Portmann, 1942) и его школа; по млекопитающим — Б. С. Матвеев (1953), И. Д. Стрельников (1953), Л. П. Астанин (1958), Я. А. Винников (1958), В. П. Зворыкин (1952, 1953, 1957), Р. С. Полякова (1956) и др.

Важным этапом в познании закономерностей онтогенеза нервной деятельности явились исследования физиологов. Начиная с работ Прейера в 1885 г. физиологи наблюдали смену разных типов двигательных реакций в эмбриональный период, указывающую на последовательные ступени дифференциации нервной системы в онтогенезе. В капитальной сводке А. А. Волохов (1951) дал критический обзор различных взглядов на толкование функции нервной системы в онтогенезе, где он оспаривает и теорию «общего узора» (total patern) Когхила и теорию локальных рефлексов Бархкрофта, Барона и Уиндля. В противовес им А. А Волохов развивает павловскую рефлекторную теорию о возникновении и развитии нервной деятельности в онтогенезе. А. А. Волохов указывает, что, согласно теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова, исторические преобразования в строении взрослых животных происходят посредством изменения их онтогенеза, т. е. путем закрепления в потомстве изменений, возникающих как приспособления к условиям существования у личинок и зародышей эволюционирующих форм. Надо думать (прибавляет Волохов), что и историческое преобразование функций нервной системы совершается тем же путем.

В филогенетическом ряду установлены три типа соматических реакций: спонтанные миогенные, спонтанные нейромоторные и рефлекторные. По мнению А. А. Волохова, у низших позвоночных (рыб и амфибий) в онтогенезе встречаются все эти три типа реакций. У птиц выпадают спонтанные миогенные реакции. Последние, вызываемые сокращением гладких мышечных волокон, встречаются лишь в волнообразных пассивных сокращениях амниона у курицы с 6-го по 12-й день инкубации. В двигательных движениях самого цыпленка появляются сначала спонтанные нейромоторные, а потом и рефлекторные реакции. У млекопитающих в онтогенезе выпадают и спонтанные нейромоторные, у них остаются только рефлекторные соматические реакции. Опыт, накопленный физиологами по изучению преобразований двигательных функций в онтогенезе, для нас, морфологов, очень интересен. Однако биологическое объяснение указанных преобразований функций остается еще недостаточно вскрытым. Ведь каждая двигательная реакция имеет в жизни зародыша определенное биологическое значение, но в большинстве случаев другое, чем у детеныша после рождения или у взрослого животного, как это показал И. А Аршавский в экспериментах на зародышах млекопитающих. Особый интерес для биологов представляет введенное П. К. Анохиным понятие «функциональной системы» как целостного ответа организма при выполнении физиологических актов.

Задача настоящей работы — показать, что развитие органов чувств и головного мозга позвоночных животных в эмбриональном и постэмбриональном развитии протекает в тесной связи с условиями существования и потребностями в них организма. При этом важно отметить, что в разные периоды и этапы онтогенеза (в понимании В. В. Васнецова, С. Г. Крыжановского, Б. С. Матвеева, Г. А. Шмидта) темпы развития разных органов чувств и отделов головного мозга претерпевают существенные изменения соответственно изменениям в условиях существования. Хорошим примером зависимости развития органов чувств от условий существования могут служить сравнительные эколого-мор-

фологические исследования С. Г. Крыжановского и его учеников (19
и др.), в которых показано, что развитие глаз у рыб разных экологич
ских типов протекает весьма различно, соответственно различным вза
моотношениям зародышей и личинок с окружающими их условиями с
ществования. У плотвы (Rutilus rutilus L.) глаза велики и в зачаточн
состоянии и в развитом, сперва они служат для положительной орие
тировки к свету, позже — для отыскания пищи. У колючего горча

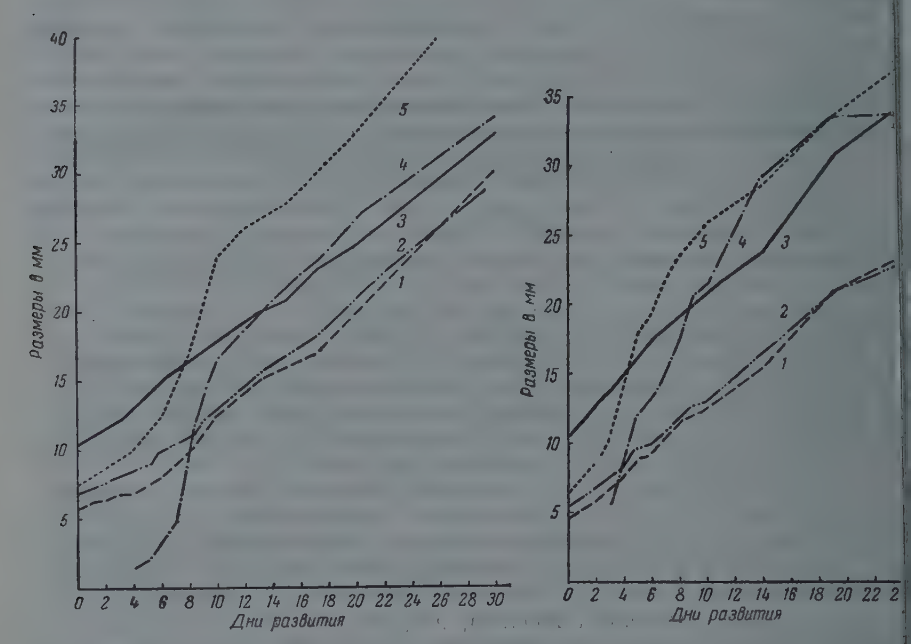


Рис. 1. Кривые постэмбрионального роста органов чувств (обоняния, зрения, слуха, усиков) волжского осетра — Accipenser guldenstädti Brandt от вылупления до 30 дней

1 — длина органа обоняния, *2* — диаметр глаза, *3* — общая длина тела, *4* — длина усиков, *5* — длина слухового пузырька

Рис. 2. Кривые постэмбрионального роста органов чувств (обоняния, зрения, слуха, усиков) куринского осетра — Accipenser guldenstädti persicus Borodin от вылупления до 24 дней

1 — длина органа обоняния, *2* — диаметр глаза, *3* — общая длина тела, *4* — длина усиков, *5* — длина слухового пузырька

(Acanthorhodeus asmussi Dyb.) у зародыша зачатки глаз чрезвычайно малы и приспособлены для продвижения вылупившегося зародыша между жаберными лепестками моллюска, затем они становятся очень большими и служат для отыскания пищи. У касатки-скрипуна (Pseudobagrus fulvidraco Rich.) из сомовых рыб глаза на всех стадиях развития маленькие и служат для определения интенсивности освещения, а пищу она отыскивает при помощи усиков. У голомянки (Comephorus baicalensis Pal.) глаза сначала большие и служат личинкам для отыскания пищи, позже они останавливаются в росте, а пища ловится очень большим открытым ртом, без участия зрения, глаза же служат только для определения интенсивности освещения.

Такие же различия в роли глаз при добывании пищи в личиночном и взрослом состояниях можно видеть у амфибий. У хвостатых амфибий хищные личинки имеют крупные глаза, а у взрослых хвостатых зрение при добывании пищи имеет второстепенное значение и глаза маленькие. У бесхвостых растительноядные головастики имеют маленькие глаза, а взрослые лягушки, ловящие насекомых выбрасывающимся языком, имеют очень крупные глаза. Асинхронность в развитии органов чувств

наблюдается не только при сравнении зародышей и личинок различных рыб, но и при сравнении темпов развития и дифференцировки среди органов чувств у особей одного и того же вида в разные периоды индивидуального развития, соответственно изменениям в условиях существования.

В качестве примера разберем темпы роста органов чувств (слухового пузырька, глаз, органов обоняния и усиков) у личинок и мальков осетровых рыб в течение постэмбрионального развития от вылупления до месячного срока, изученные мною в условиях искусственного разведения на Волге (1950) и на Куре (1951). Искусственное разведение дает возможность последовательно вести наблюдения на массовом материале одной и той же популяции икры с точным учетом времени развития. На рис. 1 и 2 представлены кривые роста органов чувств личинок и мальков волжского и куринского осетров.

Одна серия (Accipentor güldenstädti Brandt) была выращена на Волге в искусственных бассейнах на Саратовской биостанции в 1950 г. при температуре 14—16° в мае-июне. Другая серия (A. guldenstädti persicus Borodin) собрана на Куринском экспериментальном рыбоводном заводе весной 1951 г. и выращена в прудах при температуре 18—20°. Измерения органов чувств проводились при помощи окуляр-микрометра со счетной линейкой, по 10 экз. на каждую стадию развития; при составлении кривых размеры органов чувств откладывались по числу делений на счетной линейке. На тот же масштаб наложена кривая роста длины тела, но уже по размерам в миллиметрах, составленная мной на основании измерений, в среднем по 100 экз. каждой стадии развития.

На табл. 1 и 2 приведены цифровые данные. На табл. 2 одновременно с данными роста органов чувств по числу делений на счетной линейке в нижней графе вычислены процентные отношения размеров органов чувств к общей длине тела на всех стадиях развития. Сопоставление кривой роста тела с темпами роста органов чувств в обеих сериях развития осетра и на Волге и на Куре показывает, что органы чувств после вылупления личинок из оболочек развиваются и растут неодинаковыми темпами. Орган обоняния (*1*) и глаз (*2*) растут в общем сходными темпами с общим ростом тела (*3*). Усики (*4*), являющиеся тактильными органами чувств, которыми личинки пользуются при отыскании пищи, а также слуховой пузырек (*5*), несущий функции стато-акустического органа, растут в темпах, далеко опережающих кривую роста тела. Этим различиям можно дать биологическое объяснение. После вылупления из оболочек наступает предличиночный период развития (Матвеев, 1953, 1956), т. е. личинки после вылупления ведут свободный образ жизни, но питаются еще эндогенно — желтком из желточного мешка при помощи желточного кровообращения. Первыми начинают

Таблица 1

Изменение размеров органов чувств в постэмбриональном развитии волжского осетра

Названия органов	Возраст в днях											
	Вылупление	3	4	5	6	10	12	15	17	20	24	30
	Размеры в *мм*											
Тело	10,5	12,0	13,0	15,0	17,4	18,0	19,4	21,0	23,0	25,0	28,0	33,0
Глаз	7,0	8,0	8,5	10,0	11,0	13,0	15,0	17,0	18,2	21,0	24,5	29,0
Орган слуха	7,6	9,4	10,0	12,5	17,5	24,0	26,0	28,0	30,0	33,0	37,5	45,0
Орган обоняния	6,0	6,8	7,0	8,0	10,0	12,5	14,5	16,0	17,0	20,0	24,0	30,0
Усики	—	—	1,6	3,4	9,0	17,0	18,8	22,0	23,6	27,0	30,0	35,0

Таблица 2

Изменение размеров органов чувств в постэмбриональном развитии куринского осетра

Названия органов	Возраст в днях													
	Вылупление	1	2	3	5	6	7	8	9	10	12	14	19	24
	Размеры в *мм*													
Тело	10,5	11,4	12,8	13,8	16,3	17,3	18,0	19,0	19,4	20,4	22,4	23,3	30,9	34,5
Глаз	5,5	6,0	6,5	7,5	9,5	10,0	10,9	11,5	12,6	13,0	15,0	16,5	20,7	23,3
в % к длине тела	3,0	3,2	3,2	3,2	3,5	3,7	3,6	3,6	3,8	3,8	—	4,2	4,1	4,1
Орган слуха	6,5	7,5	8,5	10,0	18,1	19,2	21,8	23,8	24,8	26,0	26,0	28,4	33,6	37,2
в % к длине тела	3,5	3,9	4,0	4,3	6,7	6,9	7,2	7,6	7,5	7,7	—	7,7	6,5	6,5
Орган обоняния	4,5	5,5	5,9	6,0	8,6	9,0	10,0	11,4	11,8	12,5	14,0	15,8	20,7	23,1
в % к длине тела	2,5	2,9	2,9	2,5	3,1	3,1	3,6	3,6	3,4	3,7	—	3,8	4,1	4,0
Усики	—	—	—	5,4	11,9	13,1	15,8	17,2	20,4	21,4	23,0	29,0	33,6	34,1
в % к длине тела	—	—	—	2,3	4,3	4,6	5,5	5,4	7,6	6,4	—	7,7	6,5	5,9

функционировать органы светоощущения (пигментный глазок в глазу, Бабурина, 1956, 1957) и слуховой пузырек как стато-акустический орган. Развитие их идет в прямой зависимости от интенсивности их функции. Кривая органа стато-акустики резко повышается у куринского осетра после 2-го дня вылупления, а у волжского — после 4-го дня вылупления при переходе на новый этап активного плавания (предыдущий этап — этап так называемых «свечек» — пассивных судорожных всплывов личинок). Это отражается на кривой роста резким ее подъемом. Только после 8-го дня у куринского осетра и после 10-го дня у волжского, когда личинки переходят к придонному образу жизни, рост органов стато-акустики становится синхронным общему росту тела. Рост глаза идет синхронно размерам тела, так как зрение у осетра играет подчиненное значение при добывании пищи на дне.

Преобразование функции зрения происходит за счет дифференциации внутреннего строения сетчатки, как это прослежено у осетра и севрюги по этапам развития Е. А. Бабуриной (1956, 1957). Ею выделены следующие этапы дифференциации глаза: этап положительной реакции на свет после вылупления (у волжского осетра), этап отрицательной реакции при переходе к донному образу жизни, этап появления зеркальца в сосудистой оболочке глаза на первом этапе личиночного периода, этап резорбции и концентрации меланина и начала зрения при переходе к самостоятельному питанию внешней пищей.

Деятельность усиков как рецепторов при добывании пищи начинается позже. Усики развиваются лишь после вылупления на месте предротовой железы вылупления (Игнатьева, 1956, 1957). Рост их, стимулируемый мощной иннервацией, протекает еще более интенсивно, чем рост слухового пузырька. У куринского осетра кривая роста усиков пересекает кривую роста тела на 9-е сутки, продолжая идти вверх, перегоняет кривую роста слухового пузырька на 14-й день и только после этого снижается до скорости общего роста тела. Волжскому осетру, развивающемуся в более прозрачной воде, усики менее необходимы, рост

их идет медленнее. На 10-й день его кривая снижается. На 13-й день перекрещивает кривую роста тела и незначительно превышает общий рост тела, идя с ним почти параллельно.

Большой интерес представляет сопоставление темпов роста личинок осетра волжского и куринского (рис. 1 и 2 и табл. 1 и 2). Оба чертежа кривых сделаны в одном и том же масштабе и сопоставление их дает яркую иллюстрацию зависимости темпов роста от конкретных условий развития. Как было указано выше, развитие куринского осетра протекало при более высокой температуре и шло в общем значительно быстрее. Мальки достигли 35 *мм* на 24-е сутки, в то время как у волжского осетра на 24-е сутки они достигли величины лишь 28 *мм*, а ведь, как было отмечено мною (Матвеев, 1953), размеры мальков осетровых рыб являются четким показателем степени зрелости. Мальки волжского осетра достигают размера 35 *мм* лишь на 30-е сутки. Начальные же размеры их личинок в середине массового выклева в обеих сериях в среднем одинаковы — 10,5 *мм*. Кроме разницы в температуре, необходимо отметить резкие различия в прозрачности воды. При сопоставлении начальных размеров глаза и слухового пузырька после выклева из оболочек на табл. 1 и 2 бросаются в глаза их различия в размерах у волжского и куринского осетров: у волжского осетра глаз — 7,0 делений счетной линейки окуляр-микрометра и слуховой пузырек — 7,6 делений, а у куринского соответственно — 5,5 и 6,5 делений. Эти различия сохраняются и на 24-й день: 24,5 — глаз и 37,5 — слуховой пузырек у волжского и 23,3 — глаз и 37,2 — слуховой пузырек у куринского осетра, хотя куринский по степени зрелости ушел далеко вперед. Различия видны и при сопоставлении личинок одинаковой зрелости на 8-й день у волжского осетра и на 6-й у куринского (табл. 1 и 2). По общему ходу кривой роста глаза можно думать, что в мутной воде Куры органы восприятия света имеют пониженную функцию по сравнению с таковыми в прозрачной волжской воде, и поэтому развитие глаза у куринского осетра оказывается заторможенным. Наоборот, усики у куринского осетра развиваются усиленными темпами по сравнению с волжским [1], как это видно на табл. 1 и 2.

Все вышеизложенное дает мне право сделать вывод, что темпы развития органов чувств у личинок и мальков осетровых рыб находятся в тесной связи с внешними условиями существования, при которых протекает развитие в постэмбриональный период онтогенеза. Рост, а вместе с тем и степень дифференциации органов чувств взаимосвязаны с личиночными функциями и избирательной ролью рецепторов в разные этапы и периоды развития. Сопоставление двух серий развития осетра, происходившего при разных условиях существования, показало, что рост и функционирование органов чувств чрезвычайно пластично отражают различные изменения в условиях существования личинок и мальков. Общее течение процесса индивидуального развития определяется историческим наследием, но темпы развития и степень дифференциации у разных органов протекают асинхронно, соответственно с конкретными условиями существования данной популяции.

Возникает вопрос, как этому асинхронному развитию органов чувств отвечают развитие головного мозга и темпы развития и роста его отделов, где расположены соответствующие им центры. В настоящее вре-

---

[1] Развитие органов чувств латеральной системы у осетровых рыб, по данным последних работ Н. Н. Дислера (1960) и Н. И. Драгомирова (1961), также весьма пластично отражает особенности функционирования их у личинок и мальков. Последовательность их формирования и дифференцировки соответствует последовательности в состоянии готовности к функции рецепторов. Раньше всего развиваются центральные нейромасты головы, так как на личиночных стадиях большое значение имеют рецепторы головы. Очень интересные родовые различия в этой последовательности отмечает Н. И. Драгомиров у белуги (Huso huso L.) и шипа (A. nudiventris L.).

мя в физиологии нервной системы накопился громадный экспериментальный материал, показывающий конкретную связь развития рецепторов с соответствующими центрами в нервной системе. Сравнительно-эмбриологический метод исследования при изучении развития в разных естественных условиях существования также может дать ответ на данный вопрос и объяснить явления изменчивости в природе.

Мною изучено также развитие головного мозга путем анатомического вскрытия личинок, начиная от вылупления из оболочек до месячного срока. У волжского осетра были сделаны анатомические препараты с

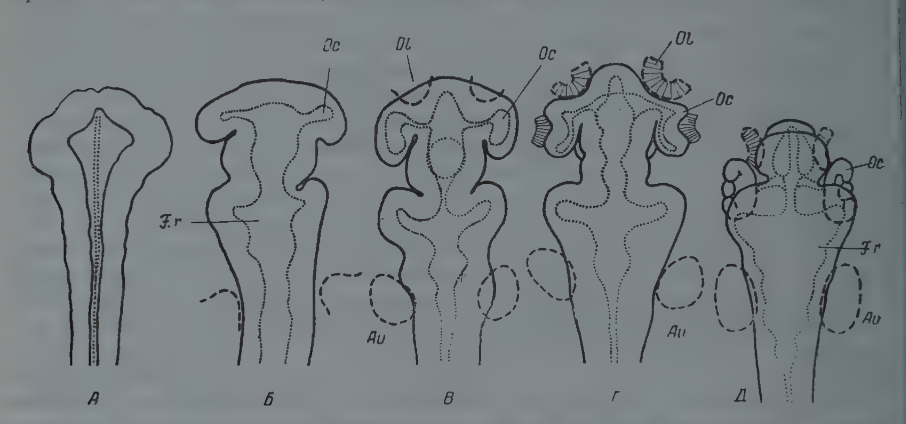


Рис. 3. Схемы реконструкций эмбрионального развития нервной системы волжского осетра (Accipenser guldenstädti Brand.).

А — стадия 51 часа, *Б* — стадия 4 суток, *В* — стадия 5 суток, *Г* — стадия 6 суток, *Д* — стадия вылупления; *Au* — слуховой пузырек, *Oc* — глаз, *Oe* — обонятельная ямка, *E. r* — ромбовидная ямка

момента вылупления и далее ежедневно до 10-го дня, а потом с перерывами на 12-е, 15-е, 20-е, 26-е, 30-е сутки развития и зарисованы с рисовальным аппаратом под бинокуляром. У куринского осетра изучено строение мозга в момент вылупления, на 1-е, 2-е, 5-е, 7-е, 12-е сутки постэмбрионального развития. Стадии эмбрионального развития изучались тотально под бинокуляром и на микроскопических сериях, причем были сделаны графические реконструкции головного мозга. Я не имею возможности привести в работе все эти материалы и должен ограничиться лишь общим описанием с отдельными иллюстрациями.

Разберем несколько стадий эмбрионального развития (рис. 3). Нервная пластинка имеет форму конуса с округленным основанием, направленным вперед, а острой вершиной — назад, и совершенно распластана по округлой икринке. Однако в области глазных пузырей на расширенном переднем конце имеются углубления будущих глазных выпячиваний мозговой трубки. При замыкании нервной бороздки (рис. 3, *А*) в области глазных пузырей имеется типичное расширение, что характерно и для всех других позвоночных. В дальнейшем при обособлении трех эмбриональных пузырей головного мозга наравне с выпячиванием глазных пузырей в области заднего мозга выделяется расширение в полости невроцеля в области ромбовидной ямки и широкое разрастание заднего мозгового пузыря. Так, очень рано образуется типичный для зародышей и личинки осетровых рыб (Заленский, 1880) треугольник заднего мозга, широкое основание которого через узкий перешеек (isthmus) соединяется с впереди лежащим средним мозговым пузырем (рис. 3, *Б, В*).

Ко времени начала биения сердца (рис. 3, *Г*) в головном мозге имеется обособление всех пяти головных отделов и хорошо видны закладки обонятельных ямок, хрусталика, слуховых пузырьков. С биением

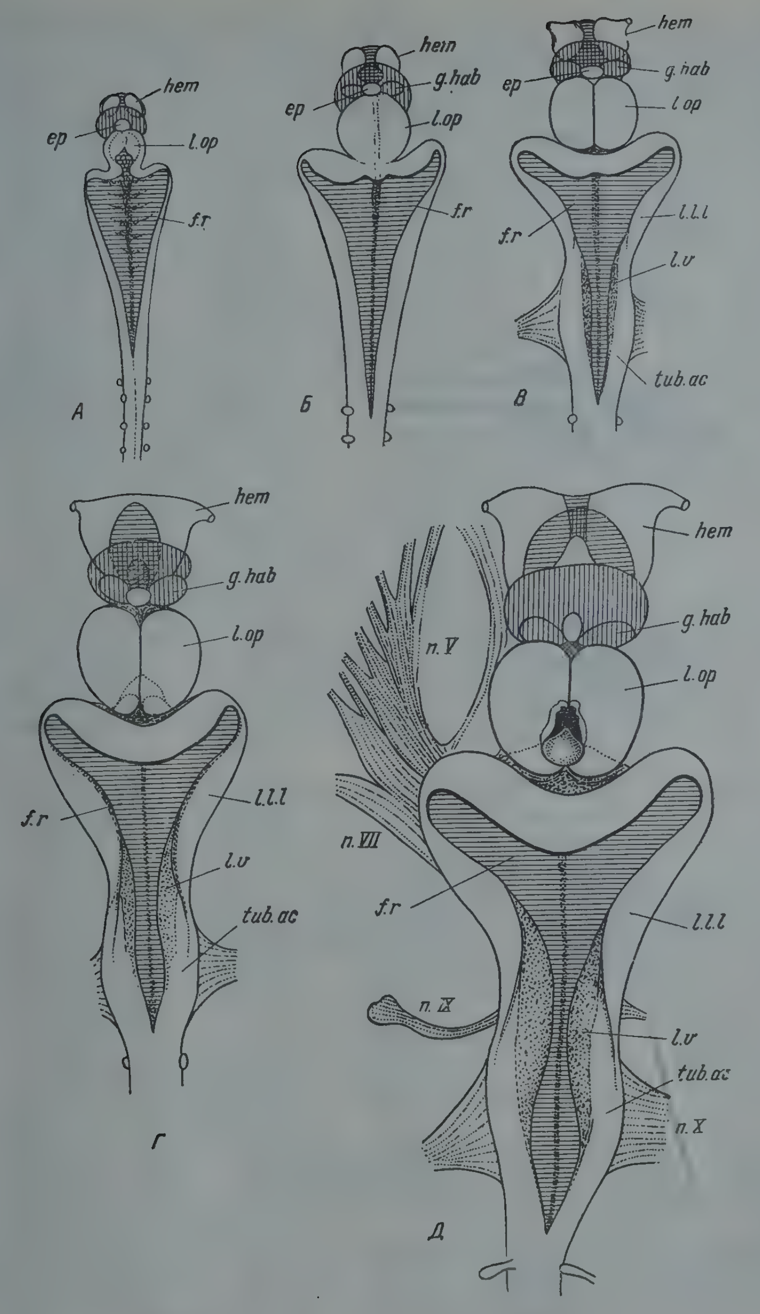


Рис. 4. Схематические рисунки анатомических препаратов центральной нервной системы личинок волжского осетра в различном возрасте при рассмотрении сверху

А — в момент вылупления, длина 10.5 *мм*; *Б* — 3 суток, длина 14,5 *мм*; *В* — 8 суток, длина 16.5 *мм*; *Г* — 17 суток, длина 23.0 *мм*; *Д* — 30 суток, длина 33.0 *мм*; *ep* — эпифиз, *f. r* — fossa rhomboidea, *g. hab.* — ganglion habenulae, *hem* — полушария, *l. l. l.* — lobus linea lateralis, *l. op* — lobus opticus, *l. v* — lobus vagi, *n.* V, *n.* VII, *n.* IX, *n.* X — головные нервы, *tub. ac* — tuberculum acusticum

сердца у зародышей осетра начинаются спонтанные миогенные движения, которые потом замещаются спонтанными нейромоторными. Как указывает А. А. Волохов (1951; по Трэси, 1926), ранние спонтанные движения у зародышей рыб обусловлены внутренними эндогенными факторами, а не внешними раздражителями. Эти движения возбуждаются у зародышей костистых рыб продуктами метаболизма, а именно углекислотой. Я думаю, что это объяснение вполне приложимо и к осетровым рыбам. При наблюдении за поведением зародышей в икринке в условиях искусственного разведения видно, что зародыши совершают спонтанные переворачивания внутри оболочек в целях повышения газообмена. Эти движения прежде всего появляются позади слухового пузырька т. е. там, где прежде всего происходит установление нейромоторных связей.

Рис. 5. Схематические рисунки анатомических препаратов личинок волжского осетра (Accipenser guldenstädti Brandt) в различном возрасте при рассмотрении сбоку

А — в момент вылупления, длина 10,5 *мм*; *Б* — 3 суток, длина 14,5 *мм*; *В* — 8 суток, длина 16,5 *мм*; *Г* — 15 суток, длина 22,0 *мм*

h. th — гипоталамус. *n. sp* — спинномозговые нервы. *opt* — зрительный стебелек; *sac. d* — saccus dorsalis, *s. v* — saccus vasculasus; остальные обозначения те же, что на рис. 4

Ко времени вылупления, как показали работы Е. А. Бабуриной (1956, 1957), в задней стенке глаза ускоренно развивается участок с колбочками и происходит концентрация пигмента в виде «глазка» как органа восприятия света.

После вылупления из оболочек продолговатый мозг продолжает оставаться центром прогрессивной дифференцировки. В продолговатом мозге сосредоточиваются центры главных рецепторов взаимосвязи личинки со средой: стато-акустических органов, органов сейсмосенсорной системы боковой линии, тактильных и вкусовых рецепторов. Здесь же находятся центры нейромоторных реакций и вегетативных функций дыхания и питания. Этим центрам отвечает мощное развитие головных нервов V, VII—VIII, IX и X пар.

На рис. 4 даны схематизированные изображения анатомических препаратов мозга волжского осетра: в момент массового вылупления (*А*), на 3-и сутки (*Б*), на 8-е сутки (*В*), на 17-е сутки (*Г*) и на 30-е сутки (*Д*) после вылупления при рассмотрении их сверху. На рис. 5 даны такого же типа изображения мозга при рассмотрении сбо-

ку: в момент вылупления (*А*), на 3-и сутки (*Б*), на 8-е (*В*) и на 15-е сутки (*Г*). В момент вылупления при рассмотрении сверху основное место занимает продолговатый мозг с громадной ромбовидной ямкой; передние отделы головного мозга малы, так как передний конец мозга загнут вперед, что хорошо видно сбоку (рис. 5, *А*). Однако и на этом рисунке видно, что в подогнутой части представлены только отделы промежуточного мозга (эпиталамус, таламус и гипоталамус), а не передний мозг. На 3-й день у волжского и на 2-й у куринского осетров личинка переходит к этапу активного плавания, что отражается на мозге увеличением размеров зрительных долей (lobi optici) в среднем мозге и утолщением передней стенки четвертого желудочка, соответствующей мозжечку, вследствие более интенсивной функции органов зрения и координации движения. Следует также отметить появление под крышей промежуточного мозга по бокам эпифиза габенулярных ганглиев как очень древних центров теменных органов (париетального и пинеального). При дальнейшем развитии, вплоть до самостоятельного питания внешней пищей, не заметно существенных изменений кроме общего роста мозга и его внутренней дифференциации. При переходе к самостоятельному питанию (у волжского осетра на 8-й, а у куринского на 6-й день в условиях, наблюдавшихся мною) начинается дифференциация отдельных центров в дне ромбовидной ямки продолговатого мозга. К этому времени у личинок появляется активное движение ротового аппарата, начинается функционирование усиков как тактильных и химических рецепторов и системы органов боковой линии (Дислер, 1949, 1960; Драгомиров, 1957, 1961). В боковых стенках и дне четвертого желудочка к этому времени начинают обособляться отдельные центры продолговатого мозга; как это было описано Гороновичем (N. Goronowitsch, 1888) и Джонстоном (J. Jonston, 1898, 1901, 1907, 1911): pedunculi cerebellum, lobus linea lateralis. lobus vagi a tuberculum acusticum.

Еще резче выступает эта дифференцировка на 17-е, 20-е, 26-е, 30-е сутки. После 15 суток мальки переходят на питание бентосом, и в мозгу их начинается прогрессивное развитие обонятельных центров в переднем отделе головного мозга. Сопоставляя последовательно изо дня в день развитие передних отделов головного мозга при рассмотрении сверху и сбоку, можно видеть, что прежде всего происходит прогрессивное развитие промежуточного мозга (diencephalon) в его связи с органами восприятия света, а также с инфундибулярным органом в дне промежуточного мозга и гипофизом. Сначала промежуточный мозг представлен пузыревидным расширением третьего мозгового желудочка, подогнутого вниз в виде воронки (infundibulum) (рис. 4 и 5), а затем начинается последовательное расчленение на отделы: эпиталамус, таламус и гипоталамус. В эпиталамусе, кроме обособления париетального и пинеального органа (эпифиза), с 3-го дня начинается прогрессивное развитие габенулярных ганглиев (ganglion habenulae), которые, согласно Джонстону (1898), сначала являются центрами теменных органов, а затем — вторичными обонятельными центрами. Они прогрессивно развиваются до 15—17-го дня, а потом их развитие останавливается (рис. 4 и 5). Передний мозг сначала представлен лишь выпячиванием передней стенки переднего мозгового пузыря (prosencephalon), а затем, после вылупления, обособляется velum transversum (Kupffer, 1893), а в дне впереди recessus opticus начинается разрастание базальных ганглиев (corpora striata). Лишь после перехода мальков к питанию бентосом, после 15—17-го дня начинается прогрессивное разрастание переднего мозга вперед. Это хорошо видно на рис. 6, где наложены при одном и том же увеличении контуры мозга на 17-м, 20-м и 26-м днях развития.

Область таламуса и гипоталамуса начинает рано дифференцировать-

ся на разделы (pars frontalis thalami, p. medialis thalami, p. caudalis thalami, p. dorsalis hypothalami, p. ventralis hypothalami, p. caudalis hypothalami), в которых обособляются отдельные многочисленные ядра мозговых центров промежуточного мозга, что исследовано у рыб, в частности, у стерляди (Acipenser ruthenus) Гольмгреном (N. Holmgren, 1920) и Бергквистом (H. Bergquist, 1932). Бергквист сопоставляет гомологию этих центров промежуточного мозга у круглоротых, хрящевых и всех костных рыб, а также у амфибий. В области среднего мозга развитие зрительных долей (lobi optici) идет синхронно развитию глаза, а с 15—17-го дня следует отметить врастание в полость среднего мозга valvula cerebelli.

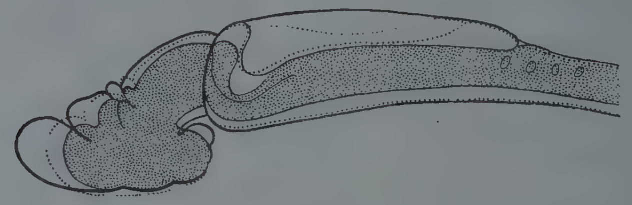


Рис. 6. Контуры головного мозга мальков волжского осетра (Accipenser guldenstädti Brandt) на 17-й, 20-й и 26-й день после вылупления

Даже этот беглый обзор внешней морфологии головного мозга осетровых рыб при сопоставлении с данными биологии развития дает ясную иллюстрацию того, что развитие центральной нервной системы весьма реактивно отражает специфические функции органов зародышей, личинок и мальков осетровых рыб. Интересно отметить, что специфические потребности решаются в онтогенезе, соответственно историческому наследию.

Тот же тип развития головного мозга мы встречаем и у низшего класса наземных позвоночных — у амфибий. Как это установил Херик (C. L. Herick, 1910), стволовая часть головного мозга амфибий состоит из тех же шести продольных столбов, что и у всех рыб. Биология индивидуального развития амфибий относится к личиночному типу развития и характеризуется сменой различных форм питания и дыхания на базисе смены условий существования (Матвеев, 1957). Соответственно этому, как это было описано еще в классической монографии о развитии жерлянки (Bombinator igneus; Göthe, 1875), у головастиков, в связи с самостоятельным образом жизни в воде, также ускоренно прогрессивно развивается широкая ромбовидная ямка, как у рыб, и дифференцируются мозговые центры продолговатого мозга, ведающие теми же личиночными функциями жизни в воде. Однако, как известно, онтогенез амфибий сходен с онтогенезом рыб хоанодышащих (Choanichthyes), объединяющих кистеперых (Crossopterygii) и двоякодышащих (Dipnoi) рыб, и имеет отличия от лучеперых (Actinopterygii), куда относятся все остальные костные рыбы (Osteichthyes).

У высших наземных позвоночных, у амниот тип развития головного мозга другой. У них сохраняются в онтогенезе основные этапы филогенетической истории развития центральной нервной системы, но дальнейшая дифференцировка протекает другими путями, соответственно потребностям зародыша в особых условиях существования при яйцекладности и при живорождении. У рептилий и птиц при развитии в яйцевых оболочках последовательность роста и дифференцировки отделов головного мозга иная; это хорошо видно при изучении эмбрионального развития цыпленка. На рис. 7 даны схематические контуры центральной нервной системы, сделанные по микрофотографиям про-

светленных пленок зародышей цыпленка при их инкубации в течение 26 час., 29, 32, 36, 46, 52 и 82 час., что соответствует 8-й, 9-й, 10-й, 12-й, 13-й, 14-й, 20-й стадиям по Гамбургеру и Гамильтону. Здесь с самого же начала наступает прогрессивное развитие передних отделов головного мозга при полном отставании продолговатого мозга. Прогрессивное развитие продолговатого мозга начинается лишь на 4-й день инкубации, когда у зародыша появляются спонтанные нейромоторные реакции сначала в шейном отделе, а затем и в туловище под влиянием

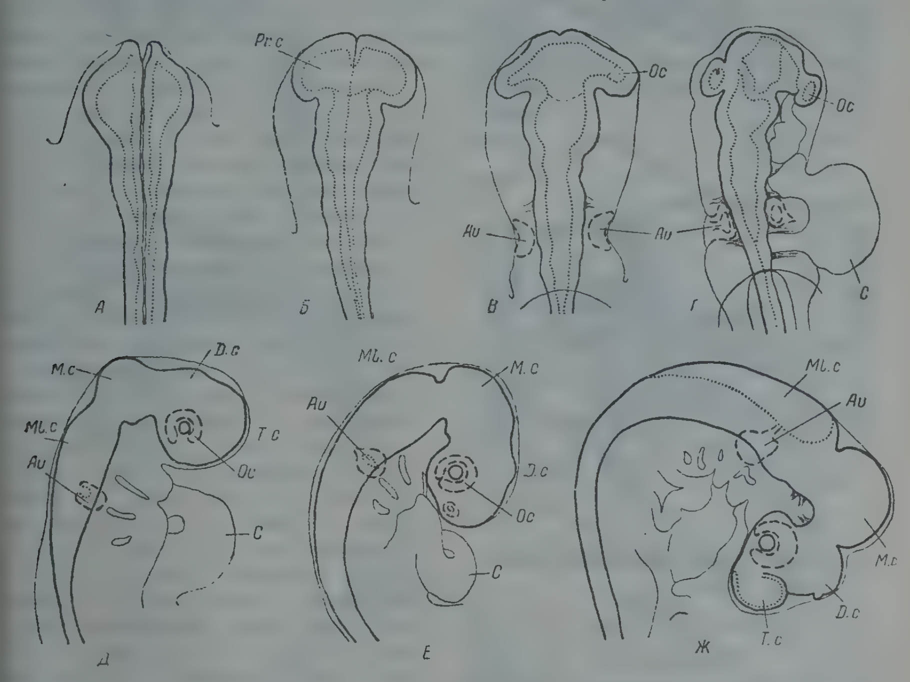


Рис. 7. Схематические рисунки центральной нервной системы зародышей цыпленка в различном возрасте по микрофотографиям просветленных пленок

А — 26 час., *Б* — 29 час., *В* — 32 часа, *Г* — 36 час., *Д* — 46 час., *Е* — 52 час., *Ж* — 82 часа инкубации; *Au* — слуховой пузырек, *C* — сердце. *D. c* — промежуточный мозг, *M. c* — средний мозг, *Ml. c* — продолговатый мозг, *Pr. c* — передний головной пузырь, *T. c* — передний мозг, *Oc* — глаз

химических агентов воздействия (Волохов, 1951). Одновременно начинается прогрессивное разрастание среднего мозга и особенно полушарий переднего отдела головного мозга. Вместе с тем идет прогрессивное развитие глаз. Однако прогрессивное развитие среднего мозга надо связывать не только с развитием глаз, но и с развитием локальных рефлекторных реакций, отмеченных физиологами (Куо, Ор и Уиндль, Чичинадзе, Волохов) с 7—8-го дня инкубации. С 7-го дня средний мозг начинает отставать, и прогрессивное развитие переносится на передний мозг и его полушария. На 9-й день глаза достигают громадных размеров. Еще К. Бэр отмечал, что оба глаза составляют более половины всей головы. С 16-го дня инкубации начинается фаза специальных рефлекторных реакций.

Интересные данные о сходстве и различиях в развитии головного мозга рептилий и птиц приводит Д. Н. Гофман (1948) на примере сопоставления пяти разных стадий развития зародышей ящерицы (Lacerta agilis) и кайры (Uria sp.). Эти пять стадий соответствуют следующим стадиям развития цыпленка по Дювалю: I стадия — 5 суток 10 час., II стадия — 6 суток 12 час., III стадия — 7 суток, IV стадия — 8 суток,

V стадия -- 9 суток. В работе Д. Н. Гофмана приведены сравнительно описание этих стадий, рисунки и цифровые таблицы измерений у яще рицы и птицы в процентных отношениях длины и высоты отделов мозга к сумме длины переднего, промежуточного и среднего отделов головно го мозга (*T.D.M.*). Мною эти данные по длине сведены в один графи кривых (рис. 8), где можно видеть различия в соотношениях темпо роста отделов головного мозга рептилий и птиц. Здесь же нанесена кри вая роста общей длины (*T.D.M.*) и темпы развития глаз. Д. Н. Гофма отмечает, что в развитии головного мозга птиц обнаруживаются дв противоположных процесса: запаздывание (ретардация) начала мор фологических дифференцировок, в силу чего происходит значительно увеличение общей массы зачатков и в последующий период ускорени (акцелерация) процессов диф ференциации частей мозга. За паздывание начала морфологиче ской дифференциации приводит к явлению эмбрионализации. Эм брионализация при морфогенезе головного мозга и ускорение протекании отдельных процессо морфогенеза обеспечивают боле прогрессивное развитие головно го мозга птиц по сравнению рептилиями. На кривых очен наглядны обратные соотношения в темпах роста обонятельного мозга у рептилий и птиц (у реп тилий прогрессивное, у птиц очень слабое) и прогрессивное среднего мозга (у птиц, начиная с III стадии, прогрессивное, у рептилий — пониженное). Пока зательно также изменение вели чины глаза по отношению к дли не *T.D.M.* У рептилий, происходит увеличение абсолютных размеров длины *T.D.M.* на 40%, а диаметра глаза на 60%, а у птиц — увели чение длины *T.D.M.* на 50%, а диаметра глаза на 200%. Весьма демонстративны данные о пре образовании роста отделов голов ного мозга в онтогенезе птиц на примере альпийского стрижа (Micropus m. melba L.) (Kocher, 1948). Рост полушарий головного мозга по отношению к стволовой части мозга с 12-го дня эмбрионального развития до взрослого состояния повышается примерно от 100% почти до 300%. Мозжечок от единичных процентов на 12-й день развития ко взрослому состоянию достигает несколько более 100%. Зрительные доли у 12-дневного зародыша около 100% ко времени вылупления понижаются до 40%, а затем возрастают ко взрослому состоянию лишь до 60—70%.

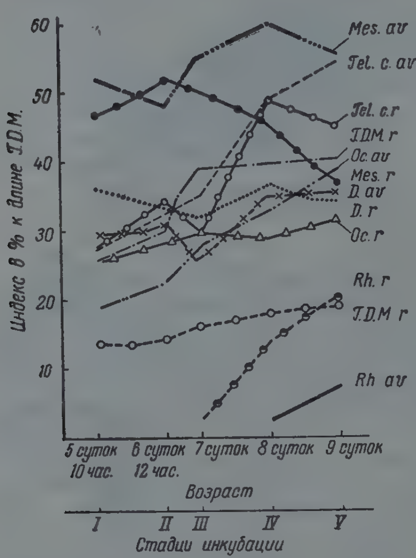


Рис. 8. Кривые роста отделов головного мозга рептилий (ящерицы — Lacerta agilis) и птиц (кайры — Uria sp.?) в процентах к длине суммы отделов (*T. D. M.*)

D. av — промежуточный мозг птиц. *D. r* — то же рептилий, *Mes. av* — средний мозг птиц, *Mes. r* — то же рептилий, *Oc. av* — глаз птиц, *Oc. r* — глаз рептилий, *Rh. av* — обонятельный мозг птиц, *Rh. r* — то же рептилий, *Tel. c. av* — передний мозг птиц, *Tel. c. r* — то же рептилий, *T. D. M.* — сумма длин переднего промежуточного и среднего мозга (по Д. Н. Гофману)

Выпадение личиночных стадий развития с самостоятельным образом жизни и развитием специальных личиночных присопособлений координируемых центрами, расположенными в продолговатом мозгу, имеет место также и в эмбриональном развитии млекопитающих и человека. У меня нет собственных данных по развитию головного мозга и органов чувств у млекопитающих и человека. Однако сравнение развития головного

мозга млекопитающих и человека показывает, что морфогенез головного мозга сходен с таковым у яйцекладущих рептилий и птиц, также утерявших личиночное развитие. В качестве примера привожу рисунки (рис. 9) по развитию головного мозга у эмбрионов человека из эмбриологии Пэтена (Br. M. Paten, рис. 203, стр. 340), где указанные мною вы-

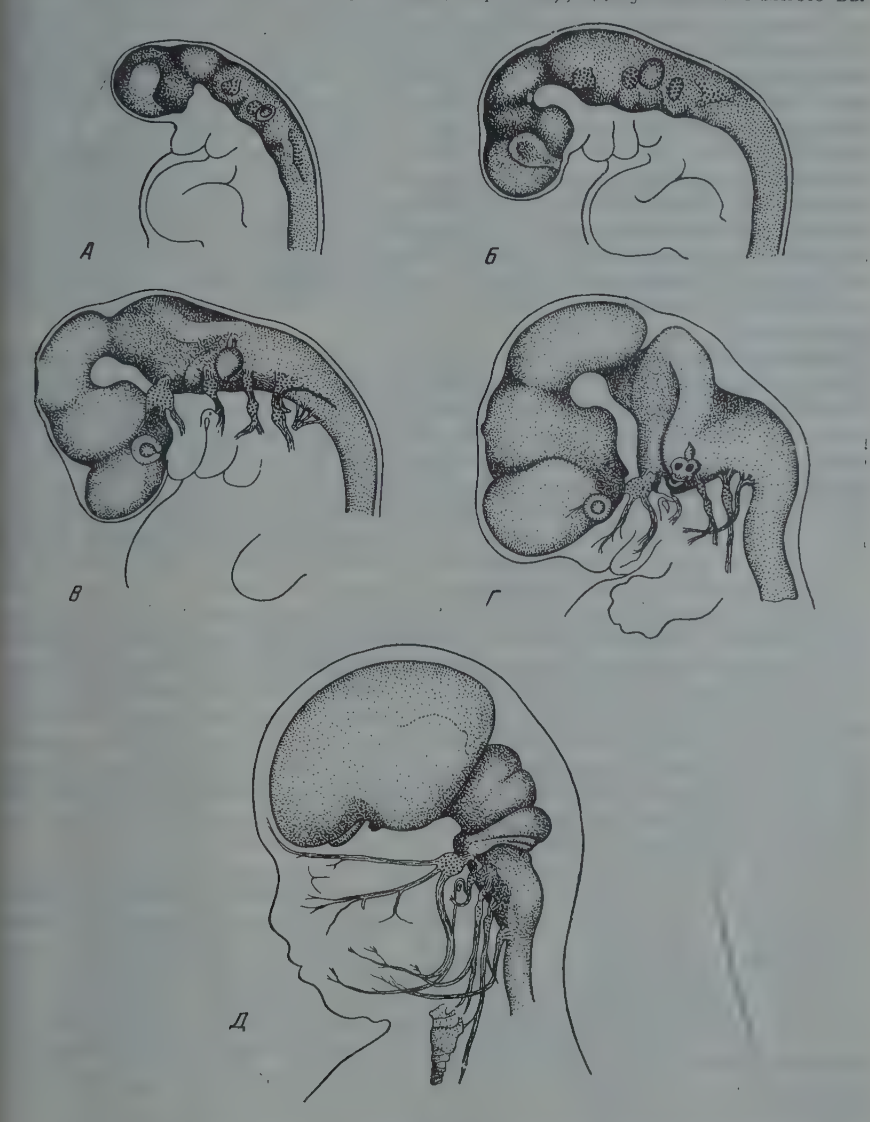


Рис. 9. Пять стадий раннего развития мозга зародыша человека в возрасте: *А* — 3,5 недели, *Б* — 4 недель, *В* — 5 недель, *Г* — 7 недель, *Д* — 11 недель (по Б. Пэттену, 1959)

ше соотношения в темпах развития отделов головного мозга достаточно ясно видны. У зародышей 3,5 недель и 4 недель при развитии пяти отделов головного мозга также нет прогрессивного развития продолговатого мозга с громадным треугольником четвертого желудочка, как у всех рыб, имеющих личиночное развитие, и как у амфибий. Прогрессивное развитие продолговатого мозга с его двигательными и чувствующими

центрами начинается у зародыша 5 недель и ярко выражено у зароды-шей 7 недель, мозг которого по общей степени дифференциации отделов головного мозга сходен с зародышем курицы на 7-е сутки инкубации. В дальнейшем начинается прогрессивное развитие полушарий головного мозга, характерное для млекопитающих и в особенности для человека.

Возникает вопрос — является ли отмеченная нами у осетровых рыб и у амфибий прогрессивная дифференцировка ромбовидной ямки свидетельством их филогенетической древности и примитивности по сравнению с птицами и млекопитающими или же эти особенности строения эмбрионального мозга обусловлены их биологией развития, т. е. приспособлениями зародышей и личинок к жизни в особых условиях существования? Ответ на этот вопрос дает развитие головного мозга акуловых рыб. Как известно, в онтогенезе акуловых рыб нет личиночного периода развития, так как они откладывают крупные яйца с громадным желтком, а многие из них живородящие. Соответственно этому у них так же, как у всех амниот, не наблюдается разрастания и ускоренного развития продолговатого мозга и центров, ведающих личиночными функциями.

Отсюда возникает важный вывод, что темпы развития и дифференци-ровки органов чувств и головного мозга в эмбриональные и постэмбрио-нальные периоды онтогенеза определяются особенностями биологии за-родышей, личинок и плодов, т. е. эмбриональными функциями в соот-ветствии с условиями существования. Для развития рыб и амфибий с личиночным развитием характерна прогрессивная дифференциация про-долговатого мозга и органов чувств, отвечающая потребностям зароды-ша и личинок к условиям жизни при личиночном образе жизни. Разви-тие органов чувств и головного мозга птиц при утрате личиночного пе-риода и приспособлении зародыша к жизни в замкнутом яйце, а такж у млекопитающих при внутриутробном развитии имеет другую последо-вательность в темпах роста и дифференцировки как органов чувств так и головного мозга. При развитии птиц в яйце выпадает необходи-мость в миогенных реакциях, но кратковременно сохраняются спонтан-ные нейромоторные реакции. При утробном развитии и нейромоторны реакции теряют биологическое значение и у млекопитающих и человек они выпадают в онтогенезе. В связи с этим в онтогенезе всех амнио выпадает характерная для низших позвоночных фаза ускоренной диф-ференцировки центров ромбовидной ямки продолговатого мозга ка центра личиночных функций.

Таким образом, сравнительное изучение темпов роста и развити органов чувств и головного мозга в индивидуальном развитии позвоноч-ных, проведенное в связи с условиями жизни в эмбриональный и пост-эмбриональный периоды онтогенеза, показывает зависимость темпо роста и дифференцировки от следующих факторов: а) исторического на-следия, определяющего порядок стадий и отраженных в последователь-ном ряде рекапитуляций; б) эмбриональных функций всех органов, на-ходящихся в связи с условиями жизни в данные этапы развития; в) ти-па развития, определяемого биологией размножения данного вид в целом.

ВЫВОДЫ

1. Темпы развития органов чувств позвоночных находятся в тесно связи с условиями существования, при которых протекает развитие онтогенезе. Рост, а вместе с тем и степень дифференциации взаимно связаны с зародышевыми и личиночными функциями и избирательно ролью рецепторов в разные этапы и периоды онтогенеза.

2. Общее течение процессов индивидуального развития определяет-ся историческим наследием, но темпы развития и степени дифференц

ровки у разных органов протекают асинхронно, ускоренно или замедленно, соответственно конкретным условиям существования данной популяции.

3. Этому асинхронному развитию органов чувств и различным потребностям в двигательных функциях для нормального выполнения жизненных потребностей отвечают развитие головного мозга и темпы развития и роста его отделов, где расположены соответствующие им центры. Развитие центральной нервной системы и головных нервов весьма реактивно отражают специфические функции органов восприятия и моторики зародышей и личинок соответственно типу развития и биологии размножения животных.

4. У позвоночных, имеющих личиночный тип развития, с самостоятельным образом жизни предличинок, личинок и мальков, в головном мозге развиваются прогрессивно центры продолговатого мозга, обеспечивающие рецепторы и моторику, соответственно специфическим условиям их биологии на разных этапах и в разные периоды индивидуального развития.

5. При яйцекладности (у рептилий и птиц) и при живорождении (у млекопитающих) личиночный период выпадает, и темпы развития и дифференцировки головного мозга определяются функциями органов питания, дыхания, моторики, а также темпами развития рецепторов, соответственно специфичности их этапов и периодов онтогенеза.

6. Таким образом, основное положение теоретических воззрений А. Н. Северцова о том, что эволюция совершается путем изменения хода онтогенеза, дает в руки биологов путь для направленного воздействия на формообразование.

ЛИТЕРАТУРА

Андрияшев А. П., 1944. Способы добывания пищи у морского ерша (Scorpaena porcus L.), Ж. общ. биол., т. 5, № 1.

Астанин Л. П., 1958. Органы тела млекопитающих, Изд-во «Сов. наука», М.

Бабурина Е. А., 1957. Развитие глаз и их функции у осетра и севрюги, Тр. Ин-та морфол. животных, вып. 20; Докл. АН СССР, т. 106, № 2.

Брагинская Р. Я., 1948. Строение мозга различных рыб в связи с их способом питания, Докл. АН СССР, т. 59, № 6.

Винников Я. А., 1958. Органы обоняния позвоночных, Изд-во «Сов. наука», М.— Л.

Волохов А. А., 1951. Закономерности онтогенеза нервной деятельности в свете эволюционного учения, Изд-во АН СССР.— 1960. Сравнительное физиологическое изучение безусловных и условных рефлексов в онтогенезе, Ж. высш. нервн. деятельн., т. 9, вып. 1.

Гофман Д. Н., 1948. К вопросу о происхождении свода черепа птиц, Вестн. Моск. гос. ун-та, № 3.

Дислер Н. Н., 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Драгомиров Н. И., 1957. Личиночное развитие волго-каспийского осетра, Тр. Ин-та морфол. животных, вып. 20.— 1961. Развитие латеральной системы органов чувств у личинки белуги (Huso huso L.), Ж. общ. биол., т. 22, № 4.

Заленский В. В., 1880. История развития стерляди (Acipenser ruthenus), Тр. О-ва естествоиспыт. Казанск. ун-та, ч. 1 (1878), ч. 2 (1880), Казань.

Зворыкин В. П., 1957. Морфологические основы различий в остроте слуха собаки и обезьяны, Усп. совр. биол., т. 44, вып. 3 (6).

Игнатьева Г. М., 1957. Морфо-физиологическое исследование железы вылупления севрюги при разных температурах инкубации, Докл. АН СССР, т. 14, № 5.

Крыжановский С. Г., 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых сомовых рыб, Тр. Ин-та морфол. животных, вып. 1.

Матвеев Б. С., 1951. Индивидуальные отличия темпов роста и дифференцировки осетровых рыб в условиях искусственного разведения.— 1951а. Биоморфология головного мозга позвоночных, Тр. V Всес. съезда анат., гистол. и эмбриол., 68.— 1953. О биологических этапах в постэмбриональном развитии осетровых рыб, Зоол. ж., т. XXXII, вып. 2.— 1956. Учение об этапности (стадийности) развития животных, Пробл. совр. эмбриол., Л.— 1957. О преобразовании функции в индивидуальном развитии животных, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 1.

Павлов И. П., 1949. Речь. Мозг и естествознание, Избр. произвед., Изд-во АН СССР.

Павловский Е. Н., Курепина М. М., 1953. О строении мозга рыб в связи с условиями их обитания, Очерки по вопросам ихтиологии, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Полякова Р. С., 1956. О взаимосвязи величины и строения мозга некоторых видо грызунов с их образом жизни и двигательной активности, Докл. АН СССР т. 108, № 1.
Садов И. А., 1954. Влияние условий инкубации икры на развитие молоди осетр и севрюги, Тр. Ин-та морфол. животных, вып. 5.
Световидов А. Н., 1953. Материалы по строению мозга рыб. 1. Строение мозг тресковых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 13.
Северцов А. Н., 1912—1939. Собр. сочинений, т. 3, 1945; т. 5, 1950, Изд-во АН СССР
Скворцова Т. А., 1956. Некоторые особенности строения мозга синиц в связи с их образом жизни и двигательной активностью. Докл. АН СССР, т. 107, № 6.
Стрельников И. Д., 1953. О соотношении величин мозга и теплопродукции у грызунов, Докл. АН СССР, т. 88, № 2.
Шапошников Л. К., 1953. О классификации птиц на основе их питания, дис. Библиотека им. Ленина.— 1954. Об изменении в органах чувств птиц в связи с особенностями отыскивания ими пищи, Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 1.
Bergquist H., 1932. Zur Morphologie des Zwischenhirns bei niederen Wirbeltieren Jnaug, Diss., Stockholm.
Goronowitsch N., 1888. Das Gehirn und Cranialnerven von Acipenser ruthenus, Morphol. Jb., Bd. 13.
Götthe A., 1875. Entwicklungsgeschichte der Unke, Leipzig.
Holmgren N., 1920. Zur Anatomie und Histologie des Vorder- und Zwischenhirns der Knochenfischen, Acta zool., Bd. 1. r. 137.
Herrick C. L., 1910. The Morphology of the Forebrain in Amphibia and Reptilia, Comp. Neur., vol. 20.
Jonston J. B., 1898. The Olfactory Lobes, Fore-Brain and Habenulae Tracte of Acipenser ruthenus, Zool. Bull., vol. 1, No. 5.— 1901. The Brain of Acipenser, Zool. Jb., Bd. 15.— 1911. The Telencephalon of Ganoids and Teleosts, J. Comp. Near., vol. 21.
Kopher C., 1948. Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler (Micropus melba L.), Revue Suisse de Zoologie, T. 55, Nr. 3.
Kupffer C., 1893. Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Kranioten, München-Leipzig.
Patten Br. M., 1959. Human Embryology, Sci Ed. New York.
Portmann A., 1942. Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit, Revue suisse de Zool. T. 49, Nr. 6, 17.

ON THE DEPENDENCE OF THE DEVELOPMENT OF THE VERTEBRATE BRAIN UPON THE DEVELOPMENTAL RATE OF THE SENSE ORGANS AND THE CONDITIONS OF EXISTENCE

B. S. MATVEYEV

Biologico-Pedological Faculty, State University of Moscow

Summary

According to the ideas of A. N. Severtzov (1912—1931), the evolution proceeds by changing the course of the ontogenesis. The rate of growth and differentiation in the ontogeny of the sense organs (smell, vision, hearing, tactile organs) in the Vertebrates changes in relation to the conditions of existence during the embryonic and postembryonic development. These differences in the structure and function of the sense organs are reflected in the development of the brain, in the different degree of the differentiation of its parts and cerebral nerves. This thesis is exemplified by the author by the comparison of the sense organs in the larvae and fry of Acipenseridae: A. güldenstädti Brandt, from the Volga, and A. güldenstädti persicus Borodin, from the Kura; the conditions of existence in these two rivers are very different. In the larvae of fishes and amphibians of the larval developmental type, under the independent mode of life the progressive development of the centers regulating their larval functions takes place in medulla oblongata, corresponding to the conditions of existence during the development. In the amniots, reptiles and birds, which are ovipositing animals, the larval period is absent. In connection to this they are lacking the accelerated development of fossa romboidea and its centers. On the other hand, their telencephalon and mesencephalon develop progressively which can be seen in the embryos of birds and reptiles. In mammals and humans, during their uterine development, the rate of differentiation is similar to that in other amniots, whereas the rate of the development of the telencephalon undergoes still greater changes.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ НАРУЖНОГО УХА ПОЗВОНОЧНЫХ

В. Д. ИЛЬИЧЕВ

Лаборатория орнитологии Московского государственного университета

Проблема эволюции наружного уха позвоночных имеет двоякий интерес. По мнению А. Н. Северцова (1922), органы чувств в силу своей специализации связаны со средой прямыми приспособлениями, отсюда очевидная возможность использовать их в качестве наилучшей модели для выяснения общих вопросов экологической морфологии. Но избранный нами объект имеет и вполне самостоятельный интерес. До сих пор обсуждается вопрос, функционирует ли наружное ухо рептилий как акустическое образование (Plate, 1924; Shute and Bellairs, 1955). Существование наружного уха у птиц длительное время вообще отрицалось. В ряде работ (Ильичев, 1959, 1960, 1960а, 1961, 1961б) нам удалось показать, что наружный слуховой проход и околоушные складки птиц могут рассматриваться как функциональный аналог наружного уха млекопитающих, подтвердив тем самым ранее высказанные догадки (Freye, 1952—1953; Schwartzkopff, 1955; Stresemann, 1927). Млекопитающие в сущности были единственной группой позвоночных животных, существование наружного уха у которых не вызывало сомнений.

Большинство работ по наружному уху позвоночных содержит морфологический материал без попыток экологического объяснения. Отсутствие эколого-морфологических данных послужило одной из причин полной неразработанности проблемы эволюции наружного уха. Настоящее сообщение представляет собой попытку хотя бы отчасти восполнить этот пробел.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ НЕОБХОДИМОСТЬ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЗВУКООРГАНИЗУЮЩЕГО АППАРАТА В ЭВОЛЮЦИИ НАРУЖНОГО ОТДЕЛА СЛУХОВОГО АНАЛИЗАТОРА

Давно замечено, что удаление раковины наружного уха млекопитающих вызывает уменьшение слуховых возможностей, тем более значительное, чем более совершенным слухом обладает животное (Henneberg, 1909: Plate, 1924). В последующих работах выяснена роль наружного уха млекопитающих как звукоорганизующего аппарата, определенным образом обрабатывающего звуковой поток, направляемый на барабанную перепонку (Wiener and Ross, 1946; Wiener, 1947; Manfredi, 1946 и др.). Это рупорное усиление звука, резонанс наружного слухового прохода, полостей и ниш раковины, бинауральный эффект при звуковой ориентации в пространстве. Существенное значение имеет наружное ухо при эхолокации (Dijkgraaf, 1957). Помимо своей основной функции, наружное ухо млекопитающих может нести и ряд побочных, например, участвовать в терморегуляции (Астанин, 1958; Tembrock, 1959).

Отсутствие у рептилий и птиц структур, гомологичных наружному уху млекопитающих, дало повод многим морфологам отрицать суще-

ствование наружного уха у представителей этих классов. Такой формально-морфологический подход к решению вопроса о существовании наружного уха был неудачным уже потому, что функция организации звукового потока может выполняться различными структурами, биологическое значение которых в данном случае определяется не их строением и происхождением, а способностью выполнять акустические функции. Последнее обстоятельство, на наш взгляд, должно быть главным в определении наружного уха. И поскольку самые ранние этапы погружения барабанной перепонки и возникновения наружного слухового прохода, наблюдаемые у некоторых рептилий (мабуя, гекконы, варан, крокодилы), оказывают определенное влияние на подводимый к перепонке звуковой поток, мы должны принять, что наружное ухо появляется уже в классе рептилий и им обладают все представители класса птиц. Как мы увидим далее, функциональный подход и соответствующее определение наружного уха, позволяющее признавать его существование в классах рептилий и птиц, избавляет нас от многих трудностей и натяжек, с которыми неизбежно сталкиваются те морфологи, которые в любой структуре наружного уха хотят непременно видеть подобия и копии раковины млекопитающих.

Звукоорганизующий аппарат является акустически необходимой деталью в наружном отделе слухового анализатора наземных позвоночных с высокоразвитым слухом. Это связано с тем, что условия восприятия звука в воздушной среде иные, чем в воде. Как известно, водные животные могут слышать всем телом, так как разница в коэффициентах отражения звука для воды и тела невелика, в воздушной же среде эта разница резко возрастает и поэтому тело животного здесь почти не поглощает звуки низкой и средней интенсивности. У наземных позвоночных поэтому возникает необходимость в специальном звукопоглощающем аппарате, в данном случае представленном эластичной мембраной барабанной перепонки и системой поддерживающих структур. У наземных позвоночных эволюционное усовершенствование слуха невозможно без усложнения звукопоглощающих аппаратов, оба процесса протекают одновременно и взаимно обусловливают друг друга. Усложнение звукопоглощающего аппарата барабанной перепонки начинается уже у рептилий с развитым меатусом, достигая наибольшей степени у птиц и млекопитающих. Здесь барабанная перепонка — это целая система, снабженная костями, хрящом, мышцами и связками и способная к определенным рефлекторным движениям.

Уже на ранних этапах возникновения чувствительного звукопоглощающего аппарата, без которого немыслим тонкий слух в воздушной среде, возникла необходимость погружения перепонки и образования наружного слухового прохода. Функциональная специфика этого процесса такова, что мягкая и тонкая перепонка могла возникнуть исключительно под защитой определенных и специальных структур. Работать такой чувствительный механизм поглощения звука мог лишь при наличии структур, обеспечивающих предварительную организацию подводимого звукового потока, который должен был направляться в совершенно определенные точки перепонки. Сложность звукопоглощающего аппарата исключала возможность поглощения звуков произвольного направления и произвольных интенсивностей. Возникла функциональная необходимость в таком аппарате, который, располагаясь латеральнее перепонки, мог бы предварительно обрабатывать звуковой поток и организовывать его в определенных точках. Поскольку перепонка оказалась погруженной и щель сама по себе явилась примитивным организатором звука, дальнейшая эволюция наружного уха пошла по линии акустической подгонки щели к звуковым особенностям среды обитания. Форма щели в дальнейшем не влияла существенно на выполнение ею защитных функций по отношению к барабанной перепонке.

Такая акустическая «направленность» явилась, по нашему мнению, основной линией эволюции наружного уха во всех тех классах позвоночных, где оно возникло. Дальнейшая эволюция наружного уха, однако, не ограничилась модификациями «первичной» щели (наружного слухового прохода). В силу тесных коррелятивных связей наружного слухового прохода с жевательным аппаратом, костями и мышцами головы любые перестройки щели зависели от общих топографических изменений головы и наоборот. Поэтому появление околоушных образований (складки, валики, оперкулюм, раковина) значительно расширило формативные способности акустической системы наружного уха, дав в эволюции поразительное разнообразие морфологических типов этого органа позвоночных. Возникновение же структур, топографически мало зависящих от внутриголовных корреляций, позволило наружному уху еще более точно, иногда узко специализироваться для выполнения основной функции. Тем самым акустические факторы в эволюции наружного уха выступили на первый план.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ НАРУЖНОГО УХА ПОЗВОНОЧНЫХ

Остановимся на структурах, участвующих в построении наружного уха у рептилий, птиц и млекопитающих (рис. 1 и 2).

Элементы наружного уха появляются уже у Squamata. У представителей Lacertidae наблюдаются первые признаки погружения барабанной перепонки. У Lacerta media большая и выпуклая перепонка незна-

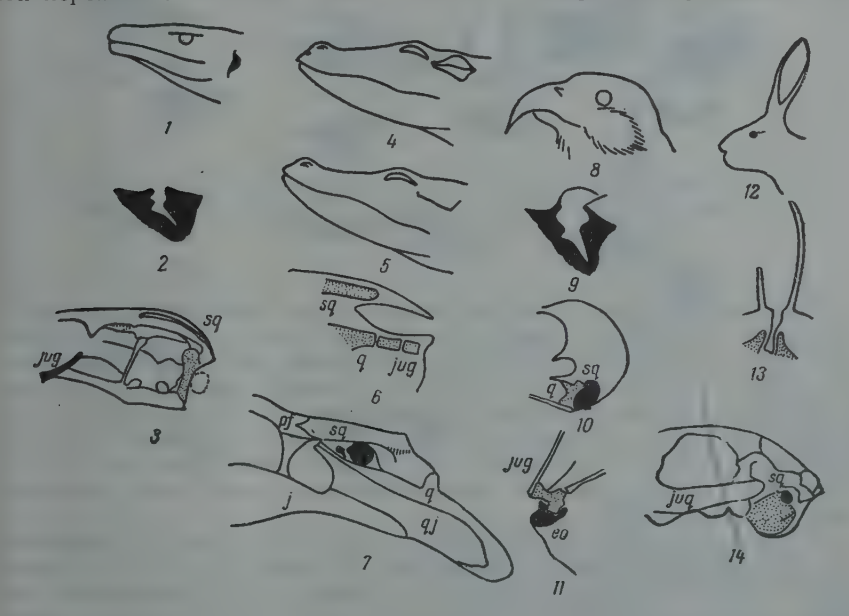


Рис. 1. Особенности строения наружных ушей у различных групп позвоночных животных

1, 2, 3 — серый варан: точками покрыт quadratum, *jug* — jugale, *sq* — squamosum; *4, 5, 6, 7* — аллигатор: *sq* — squamasum, *q* — quadratum, *qj* — quadratojugalo, *pf* — postfrontale; *8, 9, 10, 11* — птица из отряда воробьиных: точками покрыт quadratum, *j* — jugale, *eo* — exoccipitale, *q* — quadratum, *sq* — squamosum; *12, 13, 14* — млекопитающее из отряда грызунов: точками покрыта tympanicum, *sq* — squamasum, *jug* — jugale

чительно погружена вентральным концом. Сходная картина у Eremias. У Agamidae погруженность перепонки более значительна. У Agama sanguinolenta глубина наружного слухового прохода достигает 3 *мм*. Края отверстия имеют характерную сглаженность, и меатус приобретает вид

рупора. Сама перепонка больше отверстия по диаметру, и меатус образует предтимпанальную нишу в передневерхнем углу. У других агам перепонка может располагаться и ближе к поверхности, но в этом случае она, как правило, инкрустируется шипами и выступами. У представителей Scincomorpha перепонка глубоко погружена, и наружное отверстие меатуса имеет маленький диаметр. У Mabuya aurata каудальный край отверстия образует пологий скос внутрь. У Gekkonidae наружное ухо достигает значительного развития. У Teratoscincus scincus, например, отверстие щелевидное, перепонка глубоко погружена и не видна снаружи, края отверстия вытянуты в складки, верхняя складка нависает над нижней. У Varanus griseus в строении наружного уха прослеживаются некоторые «птичьи» черты. Квадратная кость формирует оральный край отверстия, тогда как задний край мягок и подостлан мускулатурой. Имеется развитая предтимпанальная полость. Щель вытянута в вертикальном направлении.

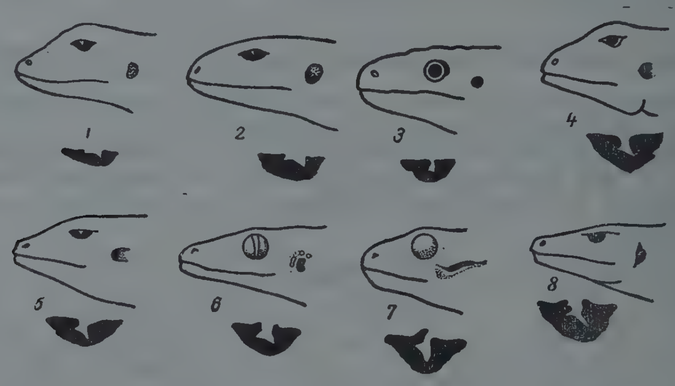


Рис. 2. Особенности строения наружного уха Squamata

1 — Eremias, *2* — Lacerta, *3* — Ablepharus, *4* — Agama, *5* — Mabuya, *6* — Gymnodactylus, *7* — Teratoscincus, *8* — Varanus

Наружное ухо крокодилов выпадает из общей схемы строения наружных ушей чешуйчатых и птиц. Отверстие вытянуто в горизонтальной плоскости и дорсально подостлано squamosum, postfrontale, вентрально — jugale, quadrato-jugale, quadratum. Имеются верхняя и нижняя подвижные складки, связанные с мышцами: m. levator auriculae, m. depressor auriculae, m. depressor auriculae inferior, m. levator bulbi, m. depressor palpebrae inferior (Plate, 1924; Killian, 1890; Shute and Bellairs, 1955). Эти мышцы не гомологичны ушной мускулатуре птиц и млекопитающих (Lakjer, 1926).

За исходную схему наружного уха птиц есть основания принимать ухо следующего строения. Наружный слуховой проход представлен ровной трубой небольшого диаметра, оканчивающейся перепонкой, располагающейся под прямым углом к оси меатуса. Края отверстия лишены складок и не оформлены, отверстие прикрыто пером недифференцированной структуры, ушная птерилия не выражена — такое гипотетическое птичье «проухо» изображено в основании рис. 3.

В процессе эволюции наружное ухо описанного типа изменяется в следующем направлении: 1) увеличивается глубина меатуса, 2) увеличивается ширина меатуса, 3) усложняется рельеф наружного слухового прохода, 4) увеличивается площадь и усложняется звукопоглощающий аппарат перепонки, 5) возрастает аксиальный поворот перепонки, 6) увеличивается относительный и абсолютный объем предтимпанальной полости, 7) появляется внутренняя раковина меатуса, 8) появляют-

ся околоушные валики, складки, оперкулюм, наружная «раковина», 9) специализируется структура пера, 10) дифференцируется ушная птерилия, 11) ушные перья дифференцируются на передне-задне-верхне- и нижнеушные, 12) развивается асимметрия ушных перьев, 13) развивается кожная мускулатура, связанная с ухом, 14) увеличивается подвижность отверстия и структур уха, 15) увеличивается роль жевательных мышц в подвижности уха, 16) возникает перьевой свод над отверстием и т. д.

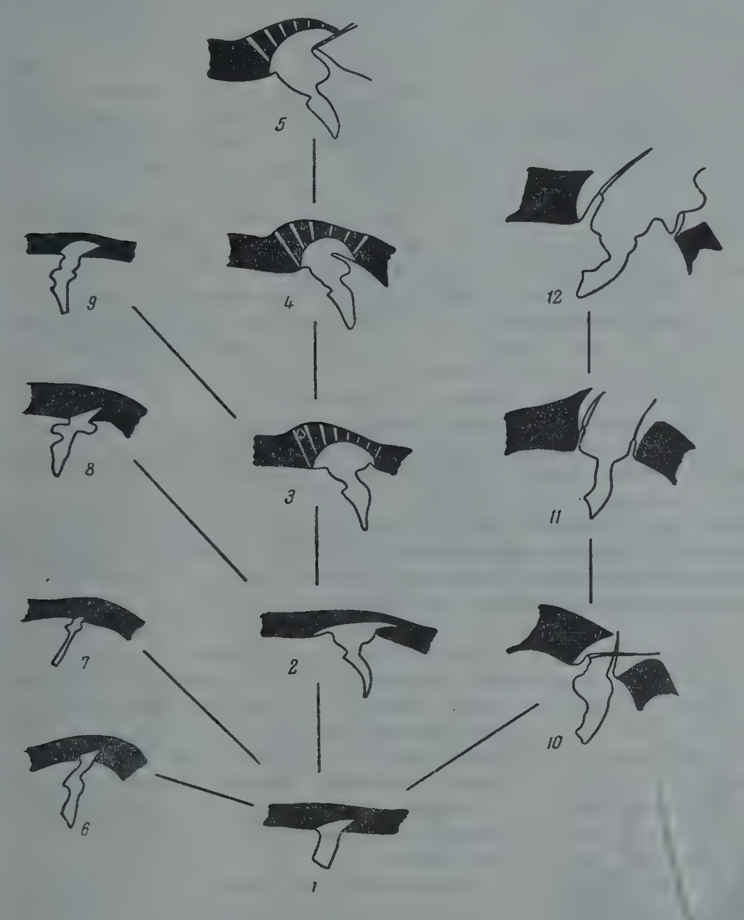


Рис. 3. Эволюция наружного уха у птиц

1 — гипотетическое «проухо»; *1, 2, 3, 4, 5* — линия, ведущая к уху воробьиных птиц (основная линия эволюции птичьего уха); *6, 7, 8, 9* — защитные приспособления и редукция наружного уха у групп, перешедших к водному образу жизни на разных этапах эволюции; *10, 11, 12* — линия, ведущая к наружному уху

Отмеченные особенности наиболее полно представлены у воробьиных, и линия эволюции наружного уха, ведущая в этом направлении (рис. 3, центральная линия), может быть принята за основную линию эволюции наружного уха птиц. Среди «боковых» путей эволюции заслуживает упоминания путь, ведущий к уху, устроенному по типу Striges (рис. 3, правая линия), для которого характерно прогрессивное развитие околоушных складок и лицевого диска (Ильичев, 1961б). На разных этапах эволюции наружного уха возникала необходимость защиты перепонки от давления воды (если группа переходила к водному образу жизни)

и соответственно появлялись защитные структуры в строении наружного уха (Ильичев, 1961а), изображенные на рис. 3, левая линия.

В некоторых группах имеет место частичная редукция ушной птерилии. Были попытки рассматривать «голое» ухо в качестве примитивного

Рис. 4. Редукция перьевого покрова на голове и ухе куриных

1 — Crax alector, *2* — Catreus wallichii, *3* — Polyplectron bicalcaratum, *4* — Pternistes ater, *5* — Penelope maria, *6* — Pipile jacutinga, *7* — Pternistes leucoseros, *8* — Numida vulturina, *9* — Numida cristata

исходного типа — своего рода возврата к уху рептилий. Однако с этим трудно согласиться по следующим причинам. Абсолютно «голых» ушей нет, и крайние варианты редукции ушного пера (Rhea, Gyps, Vultur) сохраняют некоторое количество перьев вокруг отверстия, следовательно, перед нами — явление вторичного порядка. В каждой из групп, наряду с представителями крайнего типа, имеются «нормальные» уши, причем нередко наблюдается полный ряд переходов (рис. 4). Наконец, редукция пера вокруг отверстия всегда сопровождается развитием компенсаторных механизмов (у нанду, например, редукции пера компенсируется развитием внутренней раковины меатуса).

Рис. 5. Наружное ухо млекопитающего, вписанное в наружное ухо птицы

Эволюция наружного уха млекопитающих шла в направлении преимущественного развития околоушных образований. На рис. 5, где совмещены схемы наружных ушей птиц и млекопитающих, отчетливо видны различия обоих классов: у птиц ведущую роль в звукоорганизующем аппарате уха играет меатус, у млекопитающих — кожнохрящевая раковина, вынесенная на значительное расстояние от барабанной перепонки. Хотя «упор» сделан на разные структуры, нет основания считать птичье ухо более примитивным. За исключением тех млекопитающих, у которых наружное ухо используется для эхолокации (по птицам соответствующих данных почти нет), разница в слуховых возможностях млекопитающих и птиц незначительна. Среднее ухо и звукопоглощающий аппарат

перепонки обоих классов сильно отличаются по строению и акустической схеме; естественно, что и вспомогательные механизмы к ним (наружные уши) также разные.

Помимо того, что наружное ухо птиц обслуживает звукопоглощающие механизмы иного, чем у млекопитающих, строения, оно несет на себе сильнейшее влияние общей биологической специфики класса — воздушного образа жизни, что проявляется, в частности, в большей компактности и экономичности этого органа.

Детальный разбор морфологического материала по наружному уху млекопитающих имеется в ряде работ (см. Plate, 1924) и поэтому подробнее на этом вопросе мы останавливаться не будем. Поскольку ныне живущие чешуйчатые, крокодилы, птицы и млекопитающие не являются предками друг друга, а о строении наружного уха их предковых форм в сущности ничего не известно, в настоящее время мы имеем четыре параллельные линии эволюции наружного уха, не связанные с каким бы то ни было исходным типом. Некоторое сходство, в ряде случаев наблюдаемое между наружными ушами рептилий и птиц, птиц и млекопитающих, носит конвергентный характер и ограничивается поверхностными чертами при сохранении глубоких, филогенетически обусловленных различий. Такая филогенетически развившаяся основа проявляется в рассматриваемых классах следующим образом.

У птиц наружный слуховой проход располагается между подвижной квадратной костью и m. depressor, его медиальная часть подстилается ушными крыльями боковой затылочной кости, дистальная подстилается m. adductor. У млекопитающих квадратная кость уходит в среднее ухо. Скуловая дуга, которая у некоторых птиц также может подстилать слуховой проход, здесь смещается вперед и полностью изолируется. Развивается барабанная кость, костное кольцо которой заключает в себе медиальный отдел слухового прохода. Имевшаяся у птиц подкожная m. cucullaris, отвечающая за подвижность наружного уха, здесь функционально замещается значительным числом (до 19) специальных мышц, связанных с раковиной. Околоушные складки птичьего уха, представленные у птиц кожной дупликатурой, здесь замещаются кожнохрящевой раковиной.

У крокодилов наружное ухо вытянуто в горизонтальную щель, окаймленную высокими складками. Неподвижные jugale, quadratojugale, quadratum подстилают щель снизу, squamosum, postfrontale — сверху. Имеющаяся ушная мускулатура крокодилов негомологична таковой птиц и млекопитающих. У чешуйчатых слуховой проход располагается позади quadratum, который у некоторых родов подстилает его передний край,— картина, весьма сходная с тем, что мы видели у птиц. Задний край меатуса подстилается жевательной мускулатурой. Затылочные и ушные кости в формировании меатуса не участвуют. Широкая подкожная платизма является гомологом m. cucullaris птиц.

ЗВУКОВАЯ СРЕДА КАК ФАКТОР ЭВОЛЮЦИИ НАРУЖНОГО УХА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Звук как сигнал среды занимает тем более важное место в жизни животного, чем выше оно организовано и чем более совершенным звуковоспринимающим аппаратом оно обладает. В этом смысле можно говорить о звуковом компоненте среды или о звуковой среде животного. В процессе эволюции расширение использования звуков происходит под влиянием и за счет развития звукоиздающих и звукопринимающих аппаратов (включая центральную нервную систему и периферические отделы анализаторов). Именно звуковая среда, ее расширение является важным фактором эволюции органа слуха вообще и наружного уха в частности.

Среди звуков, создающих звуковую среду животного, следует выделить: а) звуки, «издаваемые» неживыми телами, б) звуки, издаваемые животными того же вида, в) звуки, издаваемые животными других видов. В силу своего относительного постоянства первая категория звуков не явилась решающим фактором в эволюции наружного уха. Основное значение имели звуки, издаваемые живыми телами, звуки, обеспечивающие контакты между видами и внутри вида. Биотический компонент среды, развиваясь, сам становился источником своего дальнейшего развития, дальнейшей эволюции.

Прогрессивное развитие дистантной рецепции явилось существенной отличительной чертой птиц и млекопитающих от рептилий. Увеличение анализаторной деятельности стимулировалось увеличением двигательной активности, способности перемещаться на большие расстояния. Многообразие экологической обстановки, разнообразные жизненные ситуации требовали все более тонкого и чувствительного аппарата ориентации в пространстве — дистанторецепции. Более тонкий и своевременный анализ различных факторов среды обеспечил способность выбирать наиболее подходящую экологическую обстановку, выборочно реагировать на различные факторы.

Значительное влияние на развитие слуха оказал возросший уровень сложности внутривидовой организации. В процессе эволюции усложнялись формы коллективной жизни животных, внутривидовая организация сама становилась важнейшим видовым приспособлением. Стадная жизнь также требовала прогрессивного развития дистантной рецепции. При этом у птиц и млекопитающих решающее значение приобретает звуковая сигнализация именно как способ видового и внутривидового «общения», что также значительно стимулирует развитие слуха. Параллельно и одновременно со слухом развиваются звукоиздающие аппараты. У птиц значительного развития достигает голос, используемый как средство сигнальной связи; на этой основе развивается сложная система звуковых контактов между особями внутри вида (Дембовский, 1959; Tembrock, 1959).

Существенно, что звукоиздающий аппарат в процессе эволюции претерпел значительные изменения. Если у низших животных ведущую роль играет «механический голос», по терминологии Темброка, и звуки воспроизводятся наружными структурами (хитин), то млекопитающие и птицы издают звуки почти исключительно продуванием воздушной струи сквозь специальный внутренний аппарат, связанный с органами дыхания (верхняя и нижняя гортань)...

Если отбросить не всегда оправданные и подчас слишком далеко идущие аналогизации человеческой речи и звуков, издаваемых животными, то фактический материал, накопленный за столетие по этому вопросу (хорошая литературная сводка имеется у Темброка, 1959), позволяет сделать два важных вывода. Во-первых, звуковая сигнализация в процессе эволюции усложняется и приобретает все более разнообразные формы. Во-вторых, звуковая сигнализация в процессе эволюции становится важнейшим видовым приспособлением, связанным с основными биологическими моментами в жизни вида (питание, стадная жизнь, защита от врагов, передвижение).

Чешуйчатые мало пользуются голосом. Исключение составляют Gekkonidae, многие из которых способны производить свистящие звуки и скрипы.

В биологии крокодилов голос имеет существенное значение (Vogel, 1955; Schneider, 1941; Heinroth, 1941). Известны квакающие голоса кайманов, рев аллигаторов. Наружное ухо крокодилов развито и имеет специфические особенности. Для нас существенно, что рептилии, мало пользующиеся голосом или не имеющие его, полностью лишены наружного уха или оно находится в зачаточном состоянии. Так, барабанная

перепонка отсутствует у змей, зарастание перепонки наблюдается у черепах.

Из птиц воробьиные обладают наиболее развитыми голосовыми возможностями.

У хорошо слышащих сов ухо построено по рупорному типу. Оно характеризуется расширением возможностей восприятия звуков низкой интенсивности и высоких частот (писк грызунов и т. д.). Наружное ухо в этих случаях специализируется для «обслуживания» питания и охоты (ловля добычи, издающей такие звуки), обеспечивая тем самым межвидовые контакты. Именно этим объясняются такие морфологические особенности этого типа наружного уха, как высокие и широкие околоушные складки, глубокий меатус, за счет которых расширяется нижний порог воспринимаемых интенсивностей.

Конвергентное сходство в строении наружного уха обнаружено для луней, козодоев и сов. Это объясняется тем, что луни, как и совы, питаются звучащей добычей (мышевидные) и расширение порогов воспринимаемых частот и интенсивностей полезно в обоих случаях, козодои же, как и многие совы, ведут ночной образ жизни, при котором слух становится ведущим дистантрецептором и прогрессивно развивается. Интенсификация слуха у систематически далеких отрядов может достигаться сходными морфологическими приспособлениями.

У представителей отрядов птиц, мало пользующихся звуками, наружное ухо имеет примитивные черты строения. Таковы наружные уши трубконосых, гагар, поганок, пингвинов, страусов, цапель, веслоногих и т. д. Однако в тех случаях, когда звуки используются для защиты (сигнал опасности) или при добывании пищи, мы у отдельных представителей перечисленных отрядов, для которых в целом характерен примитивный тип уха, можем наблюдать приспособления, интенсифицирующие слух.

В эволюции млекопитающих решающее значение приобрел тип наружного уха, в схеме напоминающий ухо хорошо слышащих сов. Такой параллелизм, хотя и не идущий дальше весьма поверхностной аналогии, для нас тем более интересен, что в биологии млекопитающих особенно большое значение приобретают звуки как средство межвидовых связей (добывание пищи, предупреждение об опасности и т. д.), т. е. то же, что мы имеем у сов, луней, козодоев и т. д. Разумеется, при этом сохраняется его значение и при видовых контактах. Существенно, что у высших групп птиц и млекопитающих (приматы, воробьиные) наружное ухо не обнаруживает определенной специализации и в некоторых случаях акустически менее производительно, чем наружное ухо групп, использующих слух при добывании пищи или в целях обороны. Тенденция к расширению порогов в этих группах проявляется весьма умеренно. По нашему мнению, это объясняется следующим. Использование звука в качестве внутривидового сигнала не требует узкой специализации и расширения порогов интенсивностей. Здесь ведущая роль остается за центральными отделами анализатора, от наружного же отдела требуется достаточно хорошая работа на достаточно широком диапазоне частот и интенсивностей, без явного «предпочтения» чему-нибудь одному (в данном случае это означало бы акустическую специализацию). Здесь расширение порогов воспринимаемых интенсивностей не является биологической необходимостью и поэтому не становится ведущим фактором в эволюции такого типа. Гораздо более полезным приобретением последнего оказывается акустическая универсальность. Если же звук используется как средство межвидовых связей, то в отборе выигрывает тот, кто раньше получил звуковой сигнал о приближении опасности или добычи. Естественно, что расширение порогов воспринимаемых интенсивностей и частот (в особенности нижнего порога интенсивности) будет решающим фактором эволюции наружного уха и

точкой приложения отбора. Здесь акустическая специализация, связан ная с биологически важными звуками и позволяющая с наибольшим преимуществами воспринимать их именно в первую очередь, и полезн и необходима.

СПОСОБ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ И БИОТОПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СРЕДЫ КАК ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ЭВОЛЮЦИЮ НАРУЖНОГО УХА ПОЗВОНОЧНЫХ

Биологические основы прогрессивного увеличения наружного уха таковы. В некоторых жизненных ситуациях необходимое обострение слуха может решаться прогрессивным развитием наружного отдела анализатора — звукоулавливающего аппарата. Это один из быстрых и удобных путей интенсификации слуха, не требующий больших и кардинальных перестроек в рецепторном отделе уха. Увеличение наружного уха мы, например, находим у млекопитающих, условия обитания которых требуют острого слуха.

Давно замечено, что у обитателей пустынь, сравнительно с их родственниками из других природных зон, наблюдается увеличение раковины (кошки, копытные, тушканчики, лисицы и т. д.).

В условиях густой древесной растительности использование зрения ограничивается узкой сферой обзора, поэтому звук становится более важным сигнальным фактором, но и его распространение встречает препятствия в виде густых зарослей, поглощающих звук. В лесных биотопах к слуху предъявляются особенно высокие требования, и наружные уши многих обитателей леса обнаруживают гипертрофию в развитии раковины (лесные куньи, лесные кошачьи, полуобезьяны).

Ночные и сумеречные виды также обладают более развитыми наружными ушами и по той же причине: ослабление сферы действия зрения и усиление роли другого дистантного анализатора — слухового.

Увеличение подвижности, переход к воздушному образу жизни нередко вызывают гипертрофию наружного уха. Последнее связано с необходимостью тонкой и точной пространственной ориентации и в крайнем варианте проявляется в способности к эхолокации, к восприятию отраженного звука. Группы, способные к эхолокации в воздушной среде, всегда имеют увеличенные наружные уши (летучие мыши).

Случаи полной или частичной редукции наружного уха связаны с подземным или водным обитанием. У водных обитателей отпадает необходимость в наружной раковине и появляются клапаны, защищающие барабанную перепонку. При этом у «полуводных» млекопитающих раковина частично сохраняется, так что животное может пользоваться ухом и в воздушной среде. У млекопитающих, полностью перешедших к водному образу жизни и потерявших «воздушный» слух (киты), раковина полностью исчезает и в наружном слуховом проходе развивается специальная «пробка». У норников при общей сходной картине редукция наружного уха достигает промежуточных ступеней: сохраняются меатус и зачаточная раковина.

Намеченная картина относится к крайним формам экологической специализации. Естественно, что всякого рода переходные типы преобладают.

Келсо (Kelso, 1940) первый обнаружил интересный факт зависимости строения наружного уха птиц от природных условий географической зоны. Наши исследования показали, что открытое Келсо явление имеет более общий характер и во многом совпадает с тем, что известно для млекопитающих. Параллелизмы такого рода, по нашему мнению, объясняются сходством физических свойств раздражителя (давление звука), общих и одинаково действующих на ухо птицы и ухо млекопитающего. Общность условий обитания при этом порождает появление конвергентных черт у представителей разных классов. Ограничимся некоторыми примерами, отчасти разобранными нами ранее.

Среди водных птиц нет видов, полностью потерявших связь с твердым субстратом. Поэтому у птиц нет полной редукции наружного уха, и все случаи ограничиваются либо частичной редукцией, либо появлением специальных структур, защищающих барабанную перепонку от давления воды. Во всех случаях слух в воздушной среде сохраняется, что очень важно для водных птиц, периодически посещающих твердый субстрат.

У лесных птиц северного полушария наружное ухо обнаруживает черты гипертрофированного развития. У южных представителей куриных наблюдается частичная редукция ушных перьев или их более слабое развитие. Это легко можно видеть на цесарках, большеногах и т. д.

У ночных и сумеречных птиц, представителей различных отрядов (ночные совы, кулики, голенастые) наблюдаются конвергентные черты в строении наружного уха. Увеличивается объем меатуса, перья приобретают специальную структуру, появляются околоушные образования. В тех случаях, когда слух используется при ловле звучащей добычи, сходный способ добывания пищи вызывает параллелизм в строении наружного уха. У неясытей, мышеядных луней, ушастых сов появляются лицевые диски, увеличивающие базу при бинауральном эффекте и расширяющие рупорное усиление звука. Существенно, что насекомоядные совы и луни-орнитофаги не имеют подобных структур или они развиты гораздо слабее (Ильичев, 1961б).

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ НАРУЖНОГО УХА ПОЗВОНОЧНЫХ

Эволюция наружного уха современных позвоночных шла четырьмя независимыми и не связанными между собой путями — соответственно мы говорим об эволюции наружных ушей чешуйчатых, крокодилов, птиц и млекопитающих. Каждый из них проявился в возникновении филогенетической основы наружного уха, общей для представителей одной и той же группы, причем в построении этой основы приняли участие негомологичные структуры. Функциональная аналогия вызвала появление некоторых конвергентных черт в строении наружного уха представителей этих классов.

Наружое ухо явилось функциональной и эволюционной необходимостью, закономерной ступенью развития слухового анализатора. Первая стадия этого процесса началась с выхода позвоночных на сушу, проявившись в возникновении среднего уха. Дальнейшее совершенствование звукопоглощающего аппарата барабанной перепонки вызвало необходимость появления дополнительных вспомогательных механизмов, организующих звуковой поток, направляемый на перепонку. Усложненная звукоприемная система требовала стабильного падения звука на свою поверхность. Тонкий аппарат ее нуждался в защите от внешних воздействий. Второй этап совершенствования органа слуха наземных позвоночных начался с возникновения и усложнения наружного уха.

Помимо примитивной щели, уже на рептильной стадии развития наружное ухо обнаруживает черты, свойственные ушам высокоорганизованных позвоночных, а именно — наличие околоушных складок. У птиц наружное ухо еще более усложняется. Последнее достигает высокой степени акустического совершенства, хотя построение его ограничено чисто птичьими «возможностями», в частности перьями. Полет оказал существенное влияние на эволюцию наружного уха, решенную здесь более «экономно», сравнительно с млекопитающими. В отличие от мелкопитающих, звукоулавливающий аппарат птиц оказался погруженным и укороченным, максимально приближенным к перепонке, существенную роль стали играть относительно более широкий меатус и перьевое покрытие уха. У млекопитающих же активная роль принад-

лежит околоушным складкам, что было несомненным шагом вперед, так как расширило возможность преобразований наружного уха и усилило независимость последних от внутриголовных корреляций.

Наружные уши млекопитающих представлены огромным разнообразием морфологических типов, что существенно отличает их от наружных ушей рептилий и птиц, обнаруживающих бо́льшую монотонность в строении в пределах класса. Вместе с тем это не дает повода считать наружные уши последних более примитивными, так как в каждом из рассмотренных классов наружные уши обслуживают различные звукопоглощающие системы барабанных перепонок и среднего уха. Слуховые возможности птиц и млекопитающих близки.

Решающим фактором эволюции наружного уха позвоночных явился голос как источник звуковой среды. Механические шумы, производимые хитиновыми образованиями, возникли на ранних этапах эволюции, но это не привело к появлению слуховых аппаратов, подобных ушам рептилий, птиц и млекопитающих. У позвоночных возник голосовой аппарат, использующий воздушные струи внутри дыхательных путей и потому таящий в себе широкие возможности воспроизведения звуков самого широкого диапазона. Соотносительное и взаимообусловленное развитие голоса и слуха явилось важнейшим моментом, эволюции наземных позвоночных. Вместе с тем развитие наружного уха шло в общем русле с эволюцией центральных отделов анализаторов, с эволюцией мозга.

Ведущей линией эволюции наружного уха птиц является использование звука как средства внутривидовых связей. Линия, где звуки используются для межвидовых контактов, имеет (в отличие от млекопитающих) подчиненное значение в эволюции класса. Этот путь требует узкой специализации наружного уха и расширения нижнего порога интенсивности воспринимаемых частот.

Филогенетическая основа наружного уха, формирование которой шло параллельно с общей эволюцией головы позвоночных, в каждой конкретной группе затушевана новообразованиями, связанными с биотопическими условиями, способом передвижения, географической широтой и т. д. Это объясняется также функциональной направленностью наружного уха, возникающего и развивающегося в качестве посредника между сигналами среды и рецепторным аппаратом.

ЛИТЕРАТУРА

Астанин Я. А., 1958. Органы тела млекопитающих и их работа, «Сов. Наука», М.

Дембовский Я., 1959. Психология животных, «Иностр. лит-ра», М.

Ильичев В. Д., 1959. К морфологии и функциональному значению наружного уха птиц, Тезисы докл. II Всес. конф. орнитологов, 1.—1960. Попытка физико-акустического анализа функций наружного отдела слухового анализатора птиц, Тезисы докл. конф. молодых ученых биол. факультета Моск. ун-та.— 1960а. Наружный отдел слухового анализатора птиц, Сообщ. 1. Общая морфология и функциональные особенности, Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 12.— 1961. Акустические типы наружного уха и их эволюция у птиц, Тезисы докл. III Всес. конф. молодых ученых-биологов.— 1961а. Некоторые приспособления к водному образу жизни в строении наружного отдела слухового анализатора птиц, Вестн. Моск. гос. ун-та, сер. биол., вып. 1.— 1961б. К морфологии и функции лицевого диска птиц, Докл. АН СССР, т. 137, вып. 5.— 1961в. О глухоте токующего глухаря, Охота и охотн. х-во, вып. 4.

Северцов А. Н., 1922. Этюды по теории эволюции, Берлин.

Dijkgraaf S., 1957. Sinnesphysiologische Beobachtungen an Fledermäusen, Acta Physiol, Pharm. Neerl., t. 6

Freye H. A., 1952—1953. Das Gehörorgan der Vögel, Wiss. Z. Univ. Halle (Wittenberg), 2.

Heinroth O., 1941. Wie brüllt der Alligator? Zool. Garten, 13.

Henneberg B., 1909. Über die Bedeutung der Ohrmuschel, Anat., H. 40.

Kelso L., 1940. Variation of the External Ear-Opening in the Strigidae, The Wilson Bül., vol. 52, No. 1.

Killian, 1890. Die Ohrmuskeln des Krokodiles, Jen. Z., 24.

Lakjer T., 1926. Studien über die trigeminusversorgte Kaumnuskulatur der Sauropsida.
Manferdi A. ed al., 1957. Contributo alla conosenza dei ruoli funkzionali del padiglione uditivo del'uomo, Ric. scient., 27, № 3.
Plate L., 1924. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, II. Teil.
Schneider K. M., 1941. Einige Gefangenschaftsbeobachtungen über die Fortpflanzung des Nachtalligators (Alligator mississippiensis Daudin), Zool. Garten, 13.
Schwartzkopff I., 1955. Schallsinnesorgane, ihre Funktion und biologische Bedeutung bei Vögeln, Proc. XI. Intern. Congr. Ornithol.
Shute C. and Bellairs A., 1955. The Extend Ear in Crocodilia, Proc. Zool. Soc. London, vol. 124.
Stresemann E., 1927. Aves. Handbuch d. Zoologie.
Tembrock G., 1959. Tierstimmen.
Vogel Z., 1955. Über die Lautäußerungen der Krokodile, Aquarien u. Terrarien, 2, 5.
Wiener F. M., 1947. On the Diffraction of a Progressive Sound Wave by the Human Head, I. A. S. A., 19.
Wiener F. M., Ross D. A., 1946. Pressure Distributions in the Auditory Canal in a Progressive Sound Field, I. A. S. A., 18.

SOME REGULARITIES IN THE EVOLUTION OF THE EXTERNAL EAR OF THE VERTEBRATES

V. D. ILYICHEV

Laboratory of Ornithology, State University of Moscow

Summary

In the paper presented the evolutionary material on the external ear of the vertebrates is being taken under analysis from ecologico-morphological viewpoint. The origin of the external ear should be derived from the reptiles. All the representatives of the class of birds possess the external ear. In each of these classes functional problem of the external ear can be solved by their own morphological structures. Nothing is known of the ears of the ancestors of recent crocodiles, squamata, birds and mammals. In each of these cases it is possible to speak of four pathways of the evolution. The leading factor in the evolution of the external ear are sounds and intraspecific and interspecific signals.

Being an accessory (though necessary) mechanism in the acoustic system of the external portion of the auditory analyser, the external ear is the first step with which the environment comes first into contact. That is why strong ecological influences tell upon the structure of the external ear in each concrete case.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1961, том XL, вып. 12

РАЗЛИЧИЯ ЗАСЕЛЕННОСТИ ТЕМНЫХ СЕРОЗЕМОВ И ЛУГОВО-БОЛОТНОЙ ПОЧВЫ ДОЖДЕВЫМИ ЧЕРВЯМИ И ИЗМЕНЕНИЯ ИХ ЧИСЛЕННОСТИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ОБРАБОТОК В ТАДЖИКИСТАНЕ

Б. ВАЛИАХМЕДОВ и *Т. С. ПЕРЕЛЬ*

Институт почвоведения Академии наук Таджикской ССР (Душанбе) и Лаборатори лесоведения Академии наук СССР (Успенское, Московской области)

В настоящей работе проведено сравнение численности и видовог состава дождевых червей, населяющих целинные участки темного серозема и лугово-болотной почвы, а также прослежены изменения плот ности и качественной структуры популяций (Lumbricidae) в результат освоения этих почв. Эти материалы могут быть использованы при по становке работ по направленной перестройке почвенной фауны с целью повышения почвенного плодородия.

Работа[1] проведена в 1959 г. в Гиссарском р-не Таджикской ССР. Район иссле дования находится в пустынно-степной зоне[2] (или зоне полусаванн, по Овчинникову 1940). Характерными почвами этой зоны являются сероземы, которые разделяют на светлые, обыкновенные (или типичные) и темные. Светлые сероземы распространены в наиболее сухой и жаркой части пустынно-степной зоны, в области древнеаллювиаль ных равнин, подгорных равнин и иногда в низких предгорьях по южным склонам Обыкновенные сероземы приурочены в основном к высоким частям предгорных равнин и холмистых предгорий. Темные сероземы занимают еще более высокие части пред горий и низкогорий, встречаясь на высоте от 500 до 1000—1200 *м* над уровнем м Кроме сероземов, в этом поясе довольно широко распространены почвы гидроморф ного ряда: сероземно-луговые, болотно-луговые и другие (Розанов, 1958).

Пробные площади были заложены в Гиссарской долине на высоте 800 *м* над ур м., на целинных и культурно-поливных (под хлопком и люцерной) почвах. Одна проб ная площадь находилась под богарной культурой овса.

Растительность обследованного целинного участка темного серозема представлена пустынно-степными видами, свойственными полусаваннам (по терминологии Овчинникова, 1940). Эфемероиды образуют здесь густой растительный покров. Основную массу составляют: *Astragalus* spp., *Medicago denticulata*, *Vicia* spp., *Papaver pavonium* *Bromus* spp., *Hordeum* spp., а также такие многолетники, как *Psoralea drupacea* *Euphorbia* sp., *Cousinia* sp. и др. Целинные участки лугово-болотной почвы покрыты луговой растительностью (*Cynodon* и изредка тростники и др.).

Черви учтены методом раскопок с применением ручной разборки (Гиляров, 1941) в три срока (в мае, августе и октябре). На каждой пробной площади, за исключением хлопка на старопахотном участке, взято по 30 почвенных проб (по 1 $м^2$). Глубина раскопок (максимальная 120 *см*) варьировала в зависимости от вертикального распре деления дождевых червей.

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ В ПОЧВАХ ЦЕЛИННЫХ УЧАСТКОВ

Видовой состав и численность дождевых червей целинных участков двух рассматриваемых почвенных разностей были весьма различны.

Под целинной растительностью на темном сероземе дождевые черви встречены только в 40% проб, причем все они относятся к одному

---

[1] Полевые работы выполнены Б. Валиахмедовым, определение люмбрицид прове дено Т. С. Перель.

[2] Имеется в виду вертикальная поясность, хорошо выраженная в горных районах Средней Азии.

виду — Eophila asiatica Malevič. Численность червей составляла в среднем всего лишь 1,5 экз. на 1 $м^2$.

В целинной лугово-болотной почве дождевые черви были найдены во всех пробах и в значительно большем количестве. В мае численность червей составляла здесь 104,8 экз. на 1 $м^2$, но к концу лета снизилась до 44,6 и лишь немного увеличилась (66,5 экз. на 1 $м^2$) осенью. Из шести найденных видов (табл. 1) доминировала по численности Allolobophora caliginosa (Sav.) f. trapezoides, свойственная южной части

Таблица 1

Численность (на 1 $м^2$) и встречаемость (в процентах к общему числу проб) дождевых червей в лугово-болотной почве

Люмбрициды	Целина		Хлопок		Люцерна	
	А	Б	А	Б	А	Б
Allolobophora caliginosa Sav. f. trapezoides	22,3	100,0	11,9	100,0	68,0	100,0
A. jassyensis Mich.	9,3	89,3	7,9	70,0	6,6	76,6
A. prashadi Steph.	7,2	71,6	6,5	60,7	20,3	90,0
Eophila asiatica Malev.	1,5	42,8	1,3	50,0	1,1	33,3
Eiseniella tetraedra Sav. f. typ.	0,2	7,4	0,1	3,6	9,5	60,0
Dendrobaena fedtschenkoi Mich.	1,2	32,1	2,3	60,7	36,2	86,6
Мелкие неполовозрелые (неопределенные)	23,3	—	4,7	—	26,8	—
Общая численность	65,0	—	34,7	—	168,5	—

А — численность, Б — встречаемость.

Таблица 2

Влажность темного серозема и лугово-болотной почвы (в процентах к абсолютно сухой навеске) на целинных участках

Горизонты в *см*	Темный серозем			Лугово-болотная почва		
	май	август	октябрь	май	август	октябрь
0—10	14,79	3,85	2,67	21,30	17,65	21,46
10—20	16,09	6,67	4,03	21,70	22,62	24,17
20—30	16,02	7,83	5,09	20,80	21,82	22,26
30—40	18,26	8,35	4,66	21,22	20,94	20,55
40—50	17,16	8,81	4,76	21,82	21,00	21,28

ареала этого вида. Довольно часто, но в значительно меньшем количестве встречались A. jassyensis Mich. и A. prashadi Steph. Реже попадались при раскопках E. asiatica Malev. и Dendrobaena fedtschenkoi Mich. Только в двух пробах был найден земноводный вид Eiseniella tetraedra (Sav.) f. typica, присутствие которого свидетельствует о высокой степени насыщения почвы водой.

Большее разнообразие видового состава и сравнительно высокая численность дождевых червей в лугово-болотной почве определяются, прежде всего, более благоприятным режимом влажности (табл. 2). Влажность целинного участка темного серозема (слоя 0—10 *см*) составляла в мае 14,8% от веса абсолютно сухой почвы, а в августе и в октябре не превышала 4%, в то время как влажность лугово-болотной почвы за весь период наблюдений не падала ниже 17,6%. В лугово-болотной почве, содержащей большее количество гумуса и корней растений (см. табл. 4, 5) дождевые черви также лучше обеспечены пищей.

Однако численность вида E. asiatica была здесь не выше, чем в темно сероземе. Надо полагать, что этот вид плохо переносит режим переув лажненных лугово-болотных почв.

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ В ПОЧВАХ, НАХОДЯЩИХСЯ В СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОМ ПОЛЬЗОВАНИИ

При освоении темного серозема и использовании его под орошаемы культуры численность дождевых червей возрастает и видовой соста их становится разнообразнее (табл. 3). На поливных землях появля ются почти все виды, встречающиеся в лугово-болотной почве. Увели

Таблица 3

Численность (на 1 м³) и встречаемость (в процентах к общему числу проб) дождевых червей в темном сероземе

Виды дождевых червей	Целина		Овес богарный неорошаемый		Хлопчатник старопахотный		Люцерна 3-го года		Хлопчатник по пласту люцерны 2-го года	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Allolobophora caliginosa f. trapezoides	—	—	—	—	16,3	100	61,2	100	9,1	93,3
A. jassyensis	—	—	—	—	0,4	35,0	0,3	23,0	0,4	35,0
A. prashadi	—	—	—	—	0,5	25,0	4,3	61,5	2,7	56,6
Eophila asiatica	1,4	40,0	0,1	3,3	6,7	95,0	7,0	88,5	7,8	86,6
Dendrobaena fedtschenkoi	—	—	—	—	0,4	15,0	—	—	6,2	50,0
Мелкие неполовозрелые (неопределенные)	0,1	—	—	—	2,2	70,0	6,2	98,3	11,3	83,3
Общая численность	1,5		0,1		26,5		79,0		37,5	

А — численность, Б — встречаемость.

Таблица 4

Содержание гумуса (в процентах) в почве обследованных участков

Горизонты в *см*	Темный серозем					Лугово-болотная почва		
	целина	овес богарный	хлопчатник старопахотный	люцерна 3-го года	хлопчатник 2-го года по пласту люцерны	целина	хлопчатник	люцерна 3-го года
0—10	1,94	1,21	1,22	1,93	1,21	3,36	2,06	5,65
10—20	1,32	1,21	1,08	1,94	1,38	2,81	2,11	5,07
20—30	0,80	1,06	1,11	1,29	1,44	1,55	1,65	3,26
30—40	0,73	0,82	0,86	1,20	1,21	1,35	1,25	1,81

чивается, по сравнению с целинным и богарным участками, плотност E. asiatica. Однако доминирует, как и в лугово-болотной почве, A. caliginosa f. trapezoides, что связано с повышением влажности почвы.

Под люцерной численность дождевых червей оказалась значительно выше, чем под хлопком. Это объясняется тем, что под люцерной почва не подвергалась обработке, при которой гибнет большое количество червей; кроме того, там наблюдалось более высокое содержание гумуса и легко усваиваемых червями гниющих растительных остатков (табл. 4).

Значительно более высокая численность червей под многолетними травами по сравнению с почвами полей, занятых однолетними культурами, отмечена и в литературе (в Средней Азии — Димо, 1938; в Европейской части СССР — Пономарева, 1950; Пуртова, 1960). Однако после запашки многолетних трав и использования поля под однолетние

Таблица 5

Вес корней (в граммах на 1 м²) в почве полей и целинных участков

Горизонты в см	Темный серозем					Лугово-болотная почва		
	целина	овес	хлопок на староопахотных землях	люцерна	хлопок 2-го года по пласту люцерны	целина	хлопчатник	люцерна
0—10	1509	976 (0—20)	344	1440	309	2416	217	1073
10—20	294		72	429	173	233	90	234
20—30	179	48	61	235	117	91	59	134
На 1 м²	2901	1089	588	2684	890	2986	477	1948

культуры, как показывают наши (см. табл. 3) и литературные данные (Пуртова, 1960), численность червей быстро падает. Наблюдаемые различия в численности дождевых червей под хлопком и под люцерной получаются в основном за счет доминирующего на поливных землях вида A. caliginosa f. trapezoides.

В почве богарного поля, занятого овсом, дождевые черви были найдены только в одной пробе и относились к виду E. asiatica. Тот факт, что богарное земледелие в условиях пустынно-степной зоны приводит к исчезновению дождевых червей отмечает также Н. А. Димо (1938).

Распашка и использование под хлопок лугово-болотной почвы, в отличие от темного серозема, приводит к значительному снижению численности дождевых червей (см. табл. 1). Очевидно при этом сказывается воздействие обработки и снижение запаса содержащихся в почве органических веществ (табл. 4 и 5), в то время как благоприятное влияние орошения в этих естественно обеспеченных влагой почвах (см. табл. 2) не имеет решающего значения для существования червей.

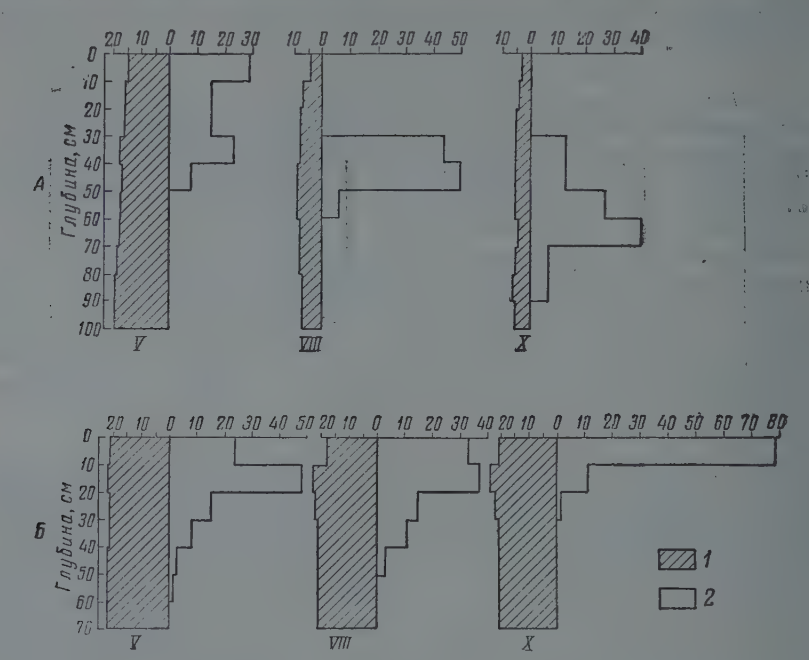
На поле, занятом люцерной, где почва содержит больше органических веществ (табл. 4 и 5) и не подвергается обработке, численность почти всех видов дождевых червей, напротив, оказалась значительно выше, чем в почве целинного участка (см. табл. 1). Изменений в составе видов дождевых червей при освоении лугово-болотной почвы не наблюдается.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ

В районе исследования основная масса осадков выпадает весной и в зимние месяцы. Сильное снижение влажности почвы на необрабатываемых и неполивных участках в засушливый летний период вызывает уход дождевых червей вглубь, где они строят земляные капсулы, свертываются внутри них и впадают в состояние покоя. Миграция дождевых червей в глубь почвы начинается уже в мае[3] (см. рисунок). В августе при раскопках на целинных участках темного серозема черви встречались, лишь начиная с глубины 30 *см*. Не появлялись они в верхних слоях почвы и ко времени осенних учетов — в октябре. В лугово-

[3] То же отмечает и Н. А. Димо (1938).

болотной почве с более благоприятным режимом влажности миграция дождевых червей вглубь, начавшаяся как и в темном сероземе в мае, была выражена менее резко, а в октябре 90% всех встреченных при учете червей находились здесь вновь в верхнем слое (0—10 *см*).



Вертикальное распределение дождевых червей на целинных участках в зависимости от влажности почвы

А — темный серозем, *Б* — лугово-болотная почва; *1* — влажность почвы в процентах от веса сухой навески, *2* — процент дождевых червей в слое 10 *см* от общего их количества; римскими цифрами обозначены месяцы наблюдений

На освоенных поливных участках основная масса червей в течение всего периода наблюдений оставалась в пределах пахотного горизонта (верхних 30 *см* почвы), что связано с увлажнением, идущим с поверхности при инфильтрационном поливе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изучение дождевых червей Средней Азии до сих пор проводилось в двух планах. Во-первых, существует ряд фаунистических работ, чаще всего выполненных на основании случайных сборов, сделанных другими лицами. Фаунистические данные сведены в работе И. И. Малевича (1959), в которой дается также ключ для определения дождевых червей Средней Азии. Наши сборы увеличивают список дождевых червей, прежде указанных для Таджикистана, на один вид — Eophila asiatica Mal. Из шести найденных нами видов два, Dendrobaena fedtschenkoi и Eophila asiatica, по-видимому, эндемичны для Средней Азии. Allolobophora prashadi известна также из Северной Индии (Stephenson, 1930). A. jassyensis является восточносредиземноморским видом, распространенным и в степной зоне Европейской части СССР. Остальные два вида широко распространены, причем A. caliginosa f. trapezoides на территории СССР встречается преимущественно в южных районах.

Во-вторых, имеются исследования и другого рода, касающиеся распределения и деятельности дождевых червей в почвах Средней Азии

(Бродский, 1937; Димо, 1938; Гиляров, 1949 и др.). В большинстве случаев в таких работах не приводятся видовые названия дождевых червей и поэтому данные, характеризующие распределение по биотопам распространенных здесь видов люмбрицид, крайне скудны.

По наблюдениям А. В. Гриб (1948), проведенным в Таджикистане, в сероземах пустынь дождевых червей нет. О том же говорят результаты раскопок Б. Валиахмедова (1961). Это подтверждается и исследованиями Н. А. Димо (1938), проводившего раскопки в Голодной степи. В этих местностях черви встречаются на сероземах только на поливных землях и представлены здесь двумя видами: A. caliginosa f. trapezoides и A. prashadi (Гриб, 1948; Валиахмедов, 1961).

В области распространения темных сероземов, как показывают полученные нами данные, черви населяют и целинные участки, но здесь встречается только один вид (E. asiatica) при очень низкой численности. Значительно больше червей (до 60—70 экз. на 1 $м^2$) находил в сероземах пустынно-степной зоны Н. А. Димо (1938) при раскопках в районе Ташкента. Нами такая относительно высокая численность дождевых червей в условиях исследованной зоны зарегистрирована лишь в лугово-болотной почве, влажность которой значительно выше. Как было отмечено, в лугово-болотной почве более разнообразным, по сравнению с темным сероземом, оказался и видовой состав дождевых червей (см. табл. 1).

При освоении лугово-болотных почв и использовании их под хлопок (с применением орошения) численность червей снижается и только под многолетними травами она выше, чем в почве целины. Состав видов, встречающихся на целинных и обрабатываемых почвах, одинаков, но их количественное соотношение различно.

Распашка и использование под орошаемые культуры целинных участков темного серозема, напротив, приводит к повышению плотности популяций дождевых червей. Увеличивается также их видовое разнообразие. Здесь появляются почти все виды, населяющие лугово-болотную почву, что связано с благоприятным для червей повышением влажности почвы.

Таким образом, изменения видового состава и численности дождевых червей при освоении целины зависят от характера почвенной разности, как это наблюдалось и М. С. Гиляровым (1942) на юге лесной зоны Европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Бродский А. Л., 1937. Исследования по фауне почв, Изд-во Комитета наук УзбССР, Ташкент.

Валиахмедов Б., 1961. Почвенная фауна целинных и орошаемых светлых сероземов Таджикистана. Тезисы докл. IV экол. конф., Киев.

Гиляров М. С., 1941. Методы количественного учета почвенной фауны, Почвоведение, № 4.— 1942. Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистой почв, Почвоведение, № 9—10.— 1949. Почвенная фауна орехово-плодовых лесов и ее роль в почвообразовательных процессах, Тр. юбилейн. сессии, посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Докучаева, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Гриб А. В., 1948. Малощетинковые черви Средней Азии, Канд. дис. Зоол. ин-т АН СССР, Л.

Димо Н. А., 1938. Земляные черви в почвах Средней Азии. Почвоведение, № 4.

Малевич И. И., 1959. К познанию дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) Средней Азии и Казахстана, Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. Потемкина, т. 104.

Овчинников П. Н., 1940. К истории растительности юга Средней Азии, Сов. ботаника, № 3.

Пономарева С. И., 1950. Роль дождевых червей в создании прочной структуры в травопольном севообороте, Почвоведение, № 8.

Пуртова Е. Г., 1960. Наблюдения за экологией дождевых червей на торфяно-болотных почвах, Сб. научн. работ, Минск. мед. ин-т., 24.

Розанов А. Н., 1958. Почвенный покров Средней Азии, Моногр. «Средняя Азия». Изд-во АН СССР.

Stephenson J., 1930. The Oligochaeta, Oxford.

DIFFERENCES IN EARTHWORM POPULATION IN DARK SIEROZEM (DESERT DARK GREY SOIL) AND MEADOW-MARSHY SOILS, AND CHANGES IN THEIR POPULATION DENSITY UNDER THE EFFECT OF SOIL CULTIVATION IN TAJIKISTAN

B. VALIAKHMEDOV and T. S. PEREL

Institute of Soil Science, Academy of Sciences of the Tajik SSR (Dushanbe), and Laboratory of Forest Sciences, USSR Academy of Sciences (Uspenskoye, Moscow Region)

Summary

In the Hissar valley of Tajikistan in virgin dark sierozem soil and in the fields of oat grown without irrigation only Eophila asiatica Mal. worms (1.5 and 0.1 per 1 m^2) were found. In the virgin meadew-marshy soil Allolobophora caliginosa f. trapezoides Sav. is predominant, whereas A. jassyensis Mich., A. prashadi Steph., Eophila asiatica Mal., Eiseniella tetraedra f. typica Sav. and Dendrobaena fedtschenkoi Mich. are met with (total population 65 per 1 m^2). The population of earthworms increases in irrigated fields with the dark sierozem soil up to 37—79 per 1 m^2. In meadow-marshy soil, in cotton plant and lucerne fields the same species have been found as in the virgin soil (35 and 169 per 1 m^2, respectively).

The data obtained show that in irrigated lucerne fields the population of such potent soil forming agents as earthworms increases — a factor which contributes to an increase in soil fertility.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

МАТЕРИАЛЫ ПО КЛЕЩАМ ПОДСЕМЕЙСТВА ARGASINAE

СООБЩЕНИЕ 1. ВЗРОСЛЫЕ КЛЕЩИ И ЛИЧИНКИ РОДА ARGAS LATR. ГРУППЫ «REFLEXUS»

Н. А. ФИЛИППОВА

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Клещи подсемейства Argasinae давно известны как паразиты птиц и летучих мышей. В последнее время аргазины привлекают все большее внимание исследователей в связи с их широким распространением и большой патогенной ролью. Настоящая статья рассматривает виды, диагностировавшиеся ранее как Argas reflexus Fabr., 1794.

Из-за краткости и схематичности ранних описаний видов рода Argas Latr. до последнего времени в литературе господствовало представление, что существуют лишь два широко распространенных вида птичьих паразитов — A. reflexus Fabr., предпочитающий диких птиц и A. persicus Oken,, 1818, предпочитающий кур и реже обитающий в природе.

В последнее время из A. reflexus выделены на основании изучения европейских, африканских и североамериканских клещей три самостоятельных вида — A. reflexus Fabr., A. hermanni Aud., 1827, A. cooleyi Kohls and Hoog., 1960 (Hoogstraal, 1952; Kohls and Hoogstraal, 1960; Theodor and Costa, 1960) или два вида, один из которых представлен двумя подвидами — A. reflexus reflexus и A. reflexus hermanni (Hoogstraal and Kohls, 1960, 1960a). Согласно упомянутым источникам, A. reflexus reflexus распространен в Европе, единичные находки имеются из Египта и Израиля, паразит голубей, не дает модификаций. A. reflexus hermanni найден в северной и центральной Африке, Израиле, паразитирует на голубях и многих других диких птицах, проявляет пластичность в отношении условий обитания, весьма варилбилен морфологически. Североамериканский вид, диагностировавшийся ранее как A. reflexus (Cooleyi and Kohls, 1944), представляет собой самостоятельный вид — A. cooley и хорошо отличается от A. reflexus.

Анализ материалов, собранных нами в течение ряда лет в разных точках Советского Союза и любезно предоставленных советскими и зарубежными специалистами [1], дает основание выделять в составе фауны СССР и некоторых сопредельных стран три вида группы «reflexus»: A. reflexus Fabr., A. hermanni Aud. и A. tridentatus sp. n. (Филиппова, 1961). Обширный коллекционный материал по A. hernanni позволил установить внутри этого вида четыре эколого-географических вариетета: A. hermanni hermanni (Aud.) Hoog. and Kohls (comb. n.), A. her-

[1] Пользуюсь случаем выразить признательность за предоставление материала Б. Б. Росицкому (Прага), Х. Хугстраалу (Каир), Ф. Н. Вшивкову, Н. И. Джапаридзе, В. М. Гусеву, Г. В. Ушаковой, М. П. Якунину.

manni vulgaris var. n., A. hermanni macrostigmatus var. n., A. hermanni latus var. n. Из пределов СССР в нашем материале имеются: A. reflexus, A. hermanni vulgaris, A. hermanni macrostigmatus, A. hermanni latus и A. tridentatus. A. reflexus и A. hermanni hermanni широко распространены в сопредельных странах (Nuttall, Warburton, Cooper and Robinson, 1908; Rafalskyi, 1956; Дренски, 1955; Theodor and Costa, 1960; Hoogstraal and Kohls, 1960, 1960 а и др.).

Виды группы «reflexus» отличаются от широко распространенного паразита кур (реже диких птиц) A. persicus как наружными структурами — строением краевого ранта, деталями гнатосомы, особенностями дорсальной пластинки и хетотаксии личинки, так и внутренними — строением органа Галлера. Виды описываемой группы имеют на всех фазах жизненного цикла в составе органа Галлера очень крупную сенсиллу, которая отходит от внутренней камеры в глубь лапки (см. рис. 2, *9*; рис. 4, *10*; рис. 6, *6*; рис. 8, *7*). Шульце (P. Schulze, 1941) называет эту сенсиллу «бутылковидной» за ее форму, напоминающую бутыль, обращенную горлышком к камере, а дном в глубь лапки. Эта сенсилла отсутствует у всех фаз A. persicus.

Структуры личинок и некоторые детали взрослых клещей, по которым ведется диагностика видов рода Argas, надо смотреть на просветленных микроскопических препаратах. Личинки предварительно проводятся через 10%-ную щелочь (в течение 1—1,5 час.). Для того, чтобы просветление шло быстрее и полнее, личинок накалывают энтомологической булавкой. У тех личинок, которые будут положены в препарат спинкой кверху, прокол делается на брюшной стороне идиосомы, а у тех, которые будут положены брюшком кверху,— на спинной стороне. Препараты изготовляются с жидкостью Фора-Берлезе или канадским бальзамом. Для рассматривания подвижного пальца хелицер взрослых клещей у последних отпрепаровываются хелицеры и заделываются в препарат так, чтобы они лежали в профиль. Отличия в строении краевого ранта у разных видов можно видеть только на микроскопических препаратах. Для этого в препарат заделывается кусочек ранта, вырезанный сбоку на уровне стигмы и расправленный так, чтобы его дорсальная и вентральная части лежали в одной плоскости.

ARGAS REFLEXUS FABR., 1794

Самка и самец. Идиосома овальная, соотношение наибольшей ширины и длины 1 : 1,5 (рис. 1, *1—3*). Анальное отверстие позади середины длины идиосомы; задние края тазиков IV посредине или перед серединой идиосомы (рис. 1, *2*, *3*). Кожные органы (чувств и, вероятно, выделения) краевого ранта трех родов: вентральные — самые крупные, напоминающие «чашечки» щетинок, дорсальные и вентральные щетинки, «чашечки» которых несколько мельче только что упомянутых органов, но немного крупнее самых мелких и многочисленных колоколоподобных дорсальных и вентральных образований (рис. 1, *4*). Стигма относительно крупная, а перитрема — широкая: 0,05—0,07 *мм* (рис. 1, *9*, *10*).

У самки II членик пальп лишь немного расширяется дистально, относительно длинный; отношение его наибольшей ширины к длине 1 : 1,7 (рис. 1, *5*). У самца II членик пальп расширяется дистально тоже очень незначительно, он короче, чем у самки, отношение его наибольшей ширины к длине 1 : 1,5 (рис. 1, *6*). Подвижный палец хелицер с 3 зубцами, так как на вершине его имеется маленький зубчик (рис. 1, *11*, *12*).

Тазики I трапециевидные, расширенные на медиальном конце, а на вертлугах I нет продольной исчерченности. Лапки I параллельносто-

ронние; вершинный конус развит особенно хорошо у самки; вершинный бугор заметно возвышается над поверхностью лапки и немного нависает над конусом (рис. 1, *7, 8*).

Личинка[2]. Идиосома округлая или овальная, в препаратах иногда выглядит суженной кпереди за счет образования продольных складок (рис. 2, *1, 4*); длина идиосомы голодной личинки не более 0,72 *мм*.

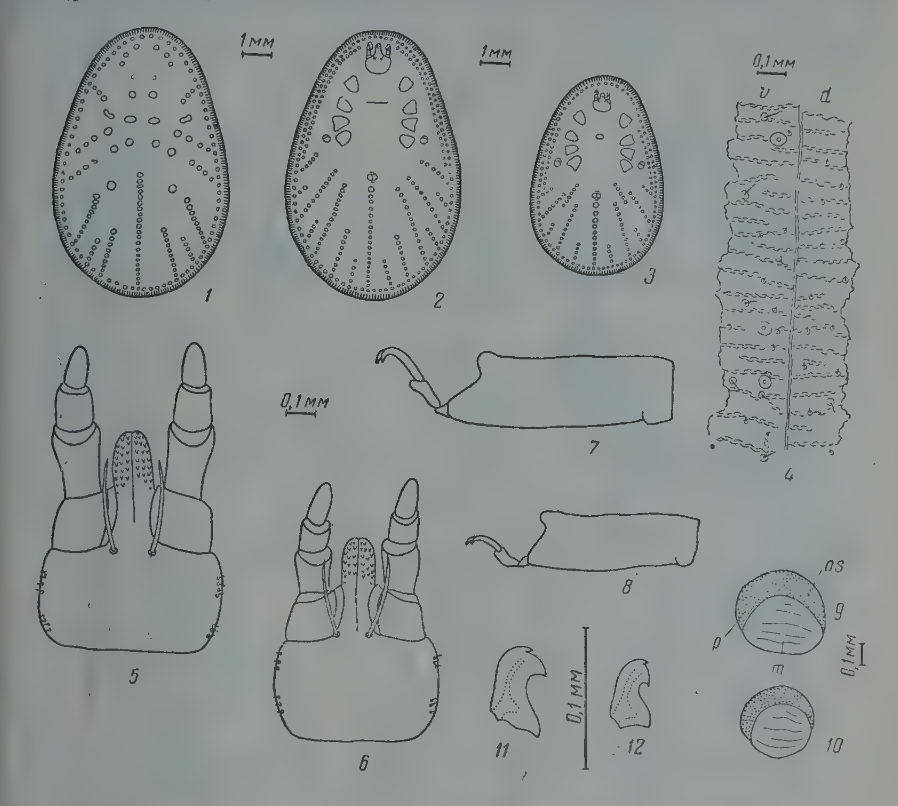


Рис. 1. Самка и самец Argas reflexus Fabr.

1 — самка сверху; *2* — самка снизу; *3* — самец снизу, *4* — краевой рант самки; *v* — его вентральная часть, *d* — дорсальная; *5* — гнатосома самки снизу (на гнатосоме и лапках взрослых клещей щетинки не изображены); *6* — гнатосома самца снизу; *7* — I лапка самки; *8* — I лапка самца; *9* — стигма самки (правая): *p* — перитрема, *m* — макула, *os* — остиум; *10* — стигма самца (правая); *11* — подвижный палец хелицер самки; *12* — подвижный палец хелицер самца; *1—12* экземпляры из Праги

Примечание при корректуре: на рис. 1, *4* и 3, *9* некоторые сенсиллы ошибочно изображены как щетинки. Исправленные рисунки будут помещены в вып. 2 1962 г.

Дорсальная пластинка кпереди сужена; соотношение ее наибольшей ширины и длины 1:1,3—1,8 (рис. 2, *1—3*); ширина ее колеблется от 0,21 до 0,26 *мм*, длина — от 0,34 до 0,38 *мм*. Краевые щетинки (setae marginales) — *m*, интенсивно опушены, длинные, передние равны задним или длиннее их; самые короткие — 0,08 *мм*, самые длинные — 0,17 *мм*. Количество дорсальных щетинок идиосомы: *m* — 26 пар (реже 23—28), передних (s. dorsales anteriores) — *da* — 1 пара, задних (s. dorsales posteriores) — *dp* — 7—11 пар (чаще более 7).

Длина гнатосомы сверху в среднем 0,25, ширина — 0,21 *мм* (рис. 2, *5*). Расстояние между постгипостомальными щетинками (рис. 2, *6*) в 2 раза больше, чем от каждой из них до соответственной постпаль-

[2] Личинки всех видов и вариететов выведены в лаборатории.

пальной: *ph—ph*=2(*ph—pp*). Гипостом с 2—2 продольными рядами зубчиков по 8—9 зубчиков в каждом ряду; коронула намечена, а иногда она продолжается в два медиальных ряда из 2—3 зубчиков; вершина гипостома притуплена; наибольшая ширина приходится на переднюю треть. Соотношение длины члеников пальп — 1 : 1,7 : 1 : 1,4. Длина IV членика пальп — 0,08, ширина — 0,04 *мм*. Количество щетинок на члениках пальп: 0,5, 5,4 (без вершинных). Зубцы подвижного пальца хелицер отстоят друг от друга относительно далеко (рис. 2, 7).

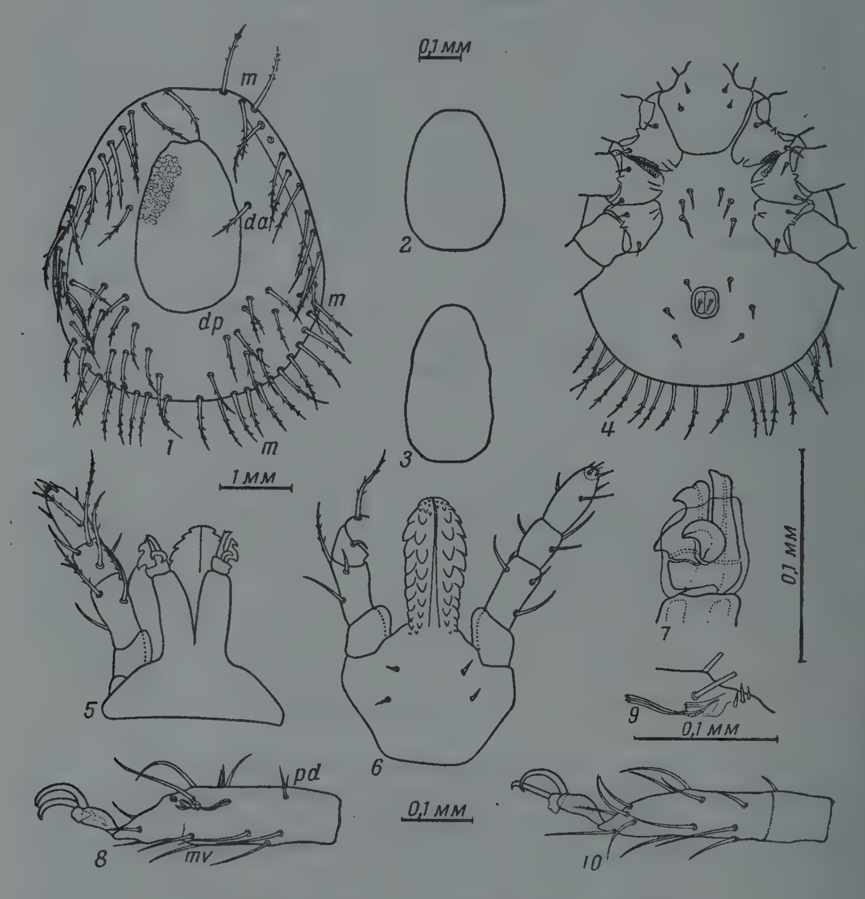


Рис. 2. Личинка Argas reflexus Fabr.

1 — идиосома сверху: *m* — краевые щетинки, *da* — дорсальные передние, *dp* — дорсальные задние; *2*, *3* — вариации дорсальной пластинки; *4* — идиосома снизу; *5* — гнатосома сверху; *6* — гнатосома снизу; *7* — пальцы хелицер сверху; *8* — I лапка: *pd* — проксимальные дорсальные щетинки, *mv* — срединные вентральные; *9*—внутренняя сенсилла органа Галлера I лапки; *10* — III лапка; *1—10* экземпляры от родителей из Праги

Средняя длина I лапки — 0,30 *мм*, III лапки — 0,34 *мм* (рис. 2, *8*, *10*). Средняя длина проксимальных дорсальных щетинок I лапки (s. proximales dorsales) — *pd* — 0,034 *мм*, а срединных вентральных щетинок (s. mediales ventrales) — *mv* — 0,068 *мм*. Внутренняя сенсилла органа Галлера как на рис. 2, *9*.

Распространение, хозяева. Крым, п-ов Тарханкут, личинки на дрозде-дерябе. За рубежом — Средняя и Южная Европа, в том числе Польша, Чехословакия, Болгария, единичные находки в Египте и Израиле, на голубях, реже — курах, гусях, нападает на человека.

Самка и самец. Очертание и пропорции идиосомы очень варьируют (рис. 3, *1—8*; 5, *1—3*). Анальное отверстие позади середины (рис. 3, *4—8*) или посредине идиосомы (рис. 5, *2*, *3*); задние края IV тазиков перед серединой идиосомы (рис. 3, *4—8*; рис. 5, *2*, *3*). Кожные ор-

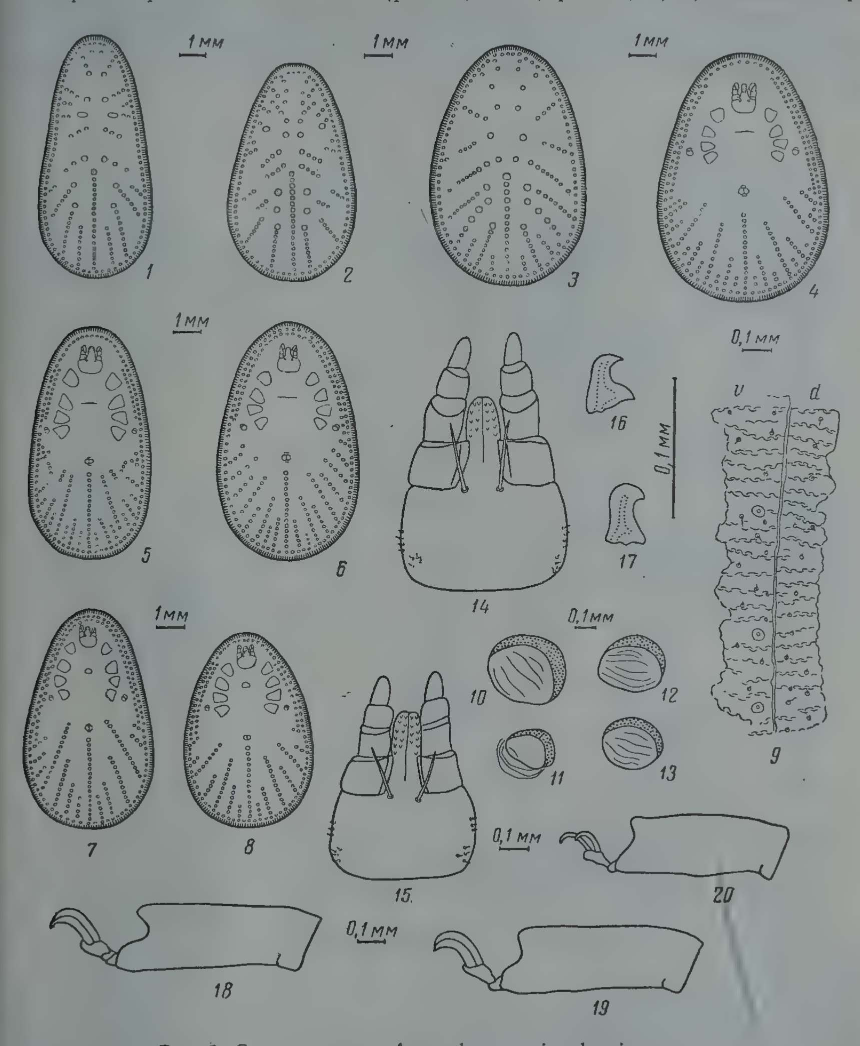


Рис. 3. Самка и самец Argas hermanni vulgaris var. n.

1—3 — самка сверху; *4—6* — самка снизу; *7*, *8* — самец снизу; *9* — краевой рант самки; *10*, *12* — стигмы самки (левые); *11*, *13* — стигмы самца (левые); *14* — гнатосома самки снизу; *15* — гнатосома самца снизу; *16*, *17* — подвижные пальцы хелицер самца и самки; *18*, *19* — I лапка самки; *20* — I лапка самца; *1*, *2*, *5*, *7*, *9*, *12—20* — от нимф II стадии от родителей из Кызыл-Джара (Бадхыз, Туркмения); *3*, *6*, *10*, *11* — от нимф III стадии от родителей из Кулябского р-на (Таджикистан); *4*, *8* — из Инкермана (Крым)

ганы краевого ранта состоят из тех же компонентов, что и у A. reflexus, но размеры «чашечек» щетинок и колоколоподобных органов примерно одинаковы и значительно мельче вентральных органов (рис. 3, *9*). Стигма значительно чаще мелкая, а перитрема узкая (0,03 *мм*, рис. 3, *10—13*; 5, *4*, *5*). У одного варietета стигма очень крупная, а перитрема широкая (0,07—0,14 *мм*, рис. 5, *10—11*).

У самки II членик пальп цилиндрический или незначительно расширяющийся дистально, относительно короткий: отношение его наибольшей ширины к длине: 1 : 1,3 (рис. 3, *14*). У самца II членик пальп тоже цилиндрический или незначительно расширяющийся, но короче, чем у самки: 1 : 1,1 (рис. 3, *15*). Подвижный палец хелицер с двумя зубцами так как вершинный зубчик отсутствует (рис. 3, *16*, *17*).

Тазики I, расширенные на медиальном конце, на вертлугах нет продольной исчерченности. Лапка I варьирует по величине вершинного конуса и вершинного бугра (рис. 3, *18—20*; 5, *8*, *9*, см. описание вариететов).

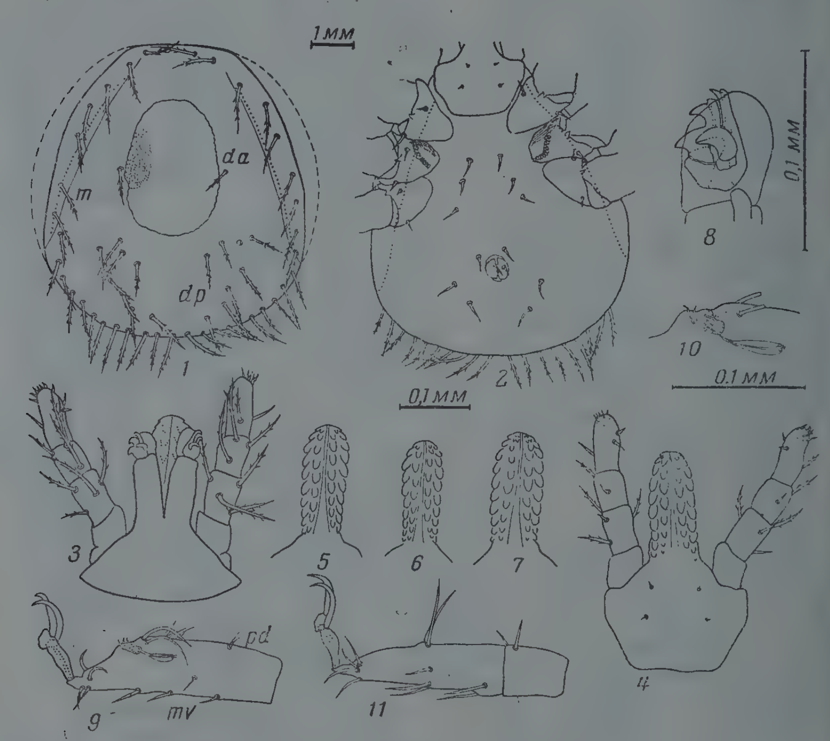


Рис. 4. Личинка Argas hermanni vulgaris var. n.

1 — идиосома сверху; *2* — идиосома снизу; *3* — гнатосома сверху; *4* — гнатосома снизу; *5—7* — вариации гипостома; *8* — пальцы хелицер сверху; *9* — I лапка; *10* — внутренняя сенсилла органа Галлера I лапки; *11* — III лапка; *1—5*, *7—11* — от родителей из Кызыл-Джара, *6* — от родителей из Тигровой балки (Таджикистан)

Личинка. Идиосома округлая, в препаратах иногда выглядит суженной кпереди за счет продольных складок (рис. 4, *1*, *2*; 6, *1*, *2*, *8*); длина идиосомы голодной личинки не более 0,72 *мм*. Дорсальная пластинка правильно овальная или кпереди несколько сужена; отношение ее наибольшей ширины к длине 1 : 1,1—1,6 (рис. 4, *1*; 6, *1*, *8*); ширина ее колеблется от 0,20 до 0,26 *мм*, длина — от 0,26 до 0,36 *мм*. Краевые щетинки опушены, длинные, передние несколько короче задних; самые короткие — 0,06, самые длинные — 0,13 *мм*. Количество дорсальных щетинок идиосомы: *m* — не более 21 пары, *da* — 1 пара, *dp* — 7, 8 пар.

Длина гнатосомы сверху в среднем 0,23, ширина — 0,21 *мм* (рис. 4, *3*; рис. 6, *3*). Обычно *ph—ph*=1,5 (*ph—pp*), реже *ph—ph*=*ph—pp* или *ph—ph*=2 (*ph—pp*). Гипостом с 2—2 продольными рядами зубчиков, по 7—9 зубчиков в каждом (рис. 4, *4—7*; рис. 6, *4*) или (египетский вариетет) с 3—3 рядами (рис. 6, *9*); коронула едва намечена или отсутствует;

вершина притуплена. Контуры гипостома могут быть изменчивы даже у личинок из одной популяции (рис. 4, *4*, *5*, *7*). Отношение длины члеников пальп — 1 : 1,3 : 1,2 : 1,7—2. Длина IV членика 0,07—0,09, ширина — 0,03—0,04 *мм*. Количество щетинок на члениках пальп: 0, 5, 4 (египетский вариетет 5), 4 (без вершинных). Зубцы подвижного пальца хелицер сближены (рис. 4, *8*).

Средняя длина лапки I — 0,30, лапки III — 0,34 *мм* (рис. 4, *9*, *11*; рис. 6, *5*, *7*). Внутренняя сенсилла органа Галлера как на рис. 4, *10*; 6, *7*. Соотношение длины щетинок лапки I варьирует (см. описание вариететов).

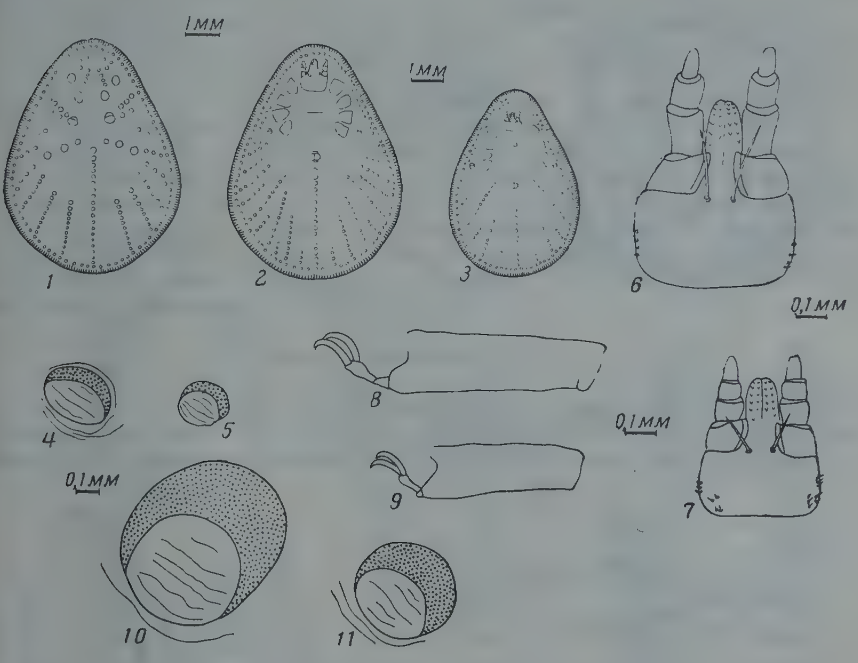


Рис. 5. Самка и самец Argas hermanni latus var. n. и самка A. macrostigmatus var. n.

1—9 — A. hermanni latus: *1* — самка сверху; *2* — самка снизу; *3* — самец снизу; *4, 5* — стигмы самки и самца (левые); *6* — гнатосома самки; *7* — гнатосома самца; *8* — I лапка самки; *9* — I лапка самца; *10, 11* — A. hermanni macrostigmatus, стигмы самки (левые); *1—9* — от нимф III стадии от родителей из Кугитанга (Туркмения); *10, 11* — с п-ова Тарханкут (Крым)

Вариететы. Отличаясь от других видов комплексом признаков, A. hermanni дает несколько модификаций, которые мы рассматриваем как эколого-географические вариететы. В дальнейшем возможно изменение таксономического ранга некоторых из описываемых вариететов. Следует отметить, что морфологические отличия вариететов довольно четкие и проявляются в некоторых случаях на личиночной фазе (египетский от наших), а в некоторых — у половозрелых клещей (три вариетета нашей фауны друг от друга).

A. hermanni hermanni (Aud.) Hoog. and Kohls (comb. n.). Идиосома взрослых клещей удлиненно-овальная. Анальное отверстие посредине или чаще позади середины идиосомы. Вершинный конус лапок I короткий, а вершинный бугор не нависает над ним. Личинка: *m* — 14, 15 пар (рис. 6, *8*); 3—3 продольных ряда зубчиков на гипостоме (рис. 6, *9*); средняя длина идиосомы — 0,48 *мм*.

A. hermanni vulgaris var. n. Идиосома взрослых клещей овальная (рис. 3, *1—8*). Анальное отверстие позади середины идиосо-

мы; задние границы IV тазиков чаще в передней части второй трети идиосомы (рис. 3, *4—8*). Стигма мелкая, перитрема узкая (рис. 3, *10—13*). Лапка I чаще с хорошо развитым вершинным конусом и нависающим над ним вершинным бугром (рис. 3, *18—20*), последний у самцов меньше, чем у самок. Личинка: *m* — 19—21 пара (рис. 4, *1*), гипостом с 2—2 продольными рядами зубчиков (рис. 4, *4—7*); дорсальная пластинка заметно удлиненная, отношение длины и ширины до 1 : 1,6 (рис. 4, *1*); IV членик пальп чаще всего в два раза превосходит I членик; *mv* — 0,042—0,068 *мм* и примерно в 1,5 раза длиннее *pd*.

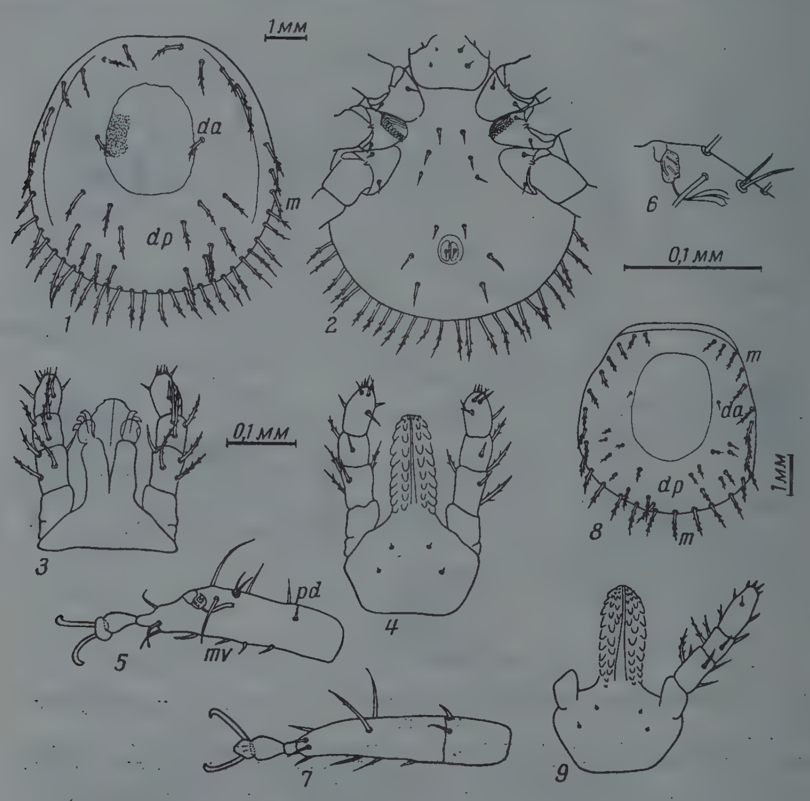


Рис. 6. Личинка Argas hermanni latus var. n. и A. hermanni hermanni (Aud.) Hoog. and Kohls

1—7 — A. hermanni latus: *1* — идиосома сверху; *2* — идиосома снизу; *3* — гнатосома сверху; *4* — гнатосома снизу; *5* — I лапка, *6* — внутренняя сенсилла органа Галлера I лапки; *7* — III лапка; *8—9* — A. hermanni hermanni: *8* — идиосома сверху; *9* — гнатосома снизу, *1—7* — от родителей из Кугитанга; *8*, *9* — провинция Кафр Ель Шейк (Египет)

A. hermanni macrostigmatus var. n. При большом сходстве с предыдущим вариететом в строении половозрелых клещей и личинок отличается очень крупной (до 0,14 *мм* ширины) перитремой (рис. 5, *10*, *11*).

A. hermanni latus var. n. Взрослые клещи характеризуются расширенной в задней части «яйцевидной» идиосомой (рис. 5, *1—3*). Анальное отверстие посредине длины идиосомы; задние границы IV тазиков самки в задней части первой трети идиосомы (рис. 5, *2*, *3*). Лапки I, как у египетских клещей, с коротким вершинным конусом (рис. 5, *8*, *9*). Личинка: хетом и гипостом как у A. h. vulgaris (рис. 6, *1*, *4*): дорсальная пластинка короче и шире, чем у наших описанных вариететов, соотношение ее ширины и длины 1 : 1,1—1,4 (рис. 6, *1*); IV членик

пальп (рис. 6, *4*) и щетинки *mv* несколько короче, чем у предыдущих вариететов, последние составляют 0,034 *мм* и равны по длине *pd*.

Распространение, местообитания, хозяева. Насколько можно судить по коллекциям и достоверным литературным данным, вид в целом имеет следующее распространение: Крым, Азербайджан, Казахстан, Туркмения, Таджикистан, за пределами СССР — северная и центральная Африка и Израиль. A. hermanni hermanni известен из Египта. A. hermanni vulgaris распространен очень широко, круг хозяев и местообитаний обширен. Крым: Инкерман — искусственные пещеры в выходах мягких пород, Бахчисарайский район — на чердаках жилых домов; Азербайджан — личинки с сизых голубей и домового сыча; Казахстан: Камышевка — в стенах могильника, Киргизский Ала-Тау — норы сизоворонок в лессовых обрывах; Туркмения: Бадхызский заповедник, Кызыл-Джар — в стенах искусственной пещеры и подстилке гнезда крупной хищной птицы; Таджикистан: Курган-Тюбинский перевал — норы воробьев в лессовых обрывах, окрестности Куляба — норы воробьев в лессовых обрывах, заповедник «Тигровая балка» — гнездо огаря в лессовом обрыве. За рубежом — Израиль. В Инкермане, Кызыл-Джаре и всех трех пунктах Таджикистана обнаружен в огромных количествах. A. hermanni macrostigmatus найден в Крыму, на п-ове Тарханкут, в гнездах баклана. A. hermanni latus обнаружен в Туркмении, в районе Кугитанга, в трещинах скал, где имелись многочисленные следы птиц.

ARGAS TRIDENTATUS SP. N.

Самка и самец. Идиосома овальная, отношение наибольшей ширины и длины 1 : 1,9 (рис. 7, *1*, *2*). Анальное отверстие позади середины длины идиосомы; задние края тазиков IV посредине длины идио-

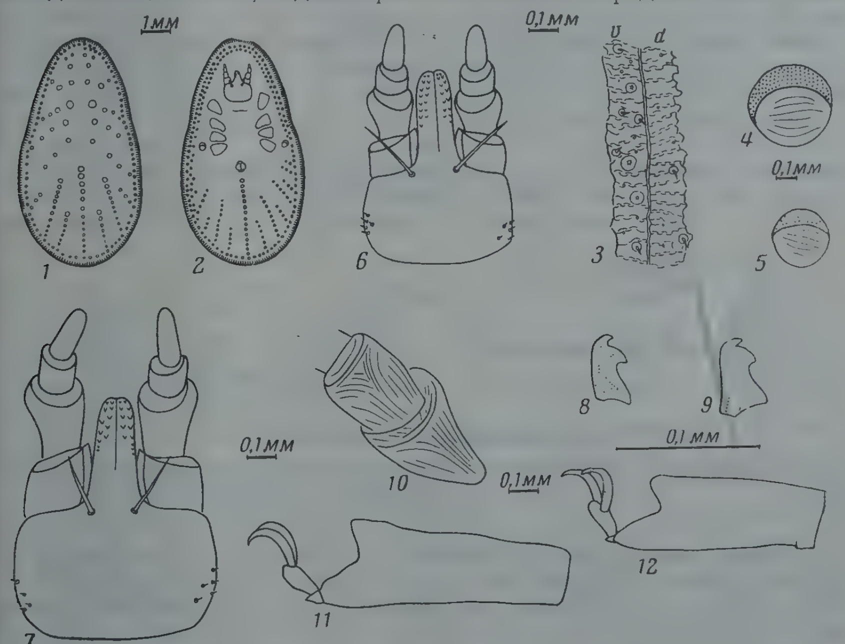


Рис. 7. Самка и самец Argas tridentatus sp. n:

1 — самка сверху; *2* — самка снизу; *3* — краевой рант самки; *4* — стигма самки (правая); *5* — стигма самца (правая); *6* — гнатосома самки снизу; *7* — гнатосома самца снизу; *8*, *9* — подвижные пальцы хелицер самца и самки; *10* — тазик и вертлуг I ноги самки; *11* — I лапка самки; *12* — I лапка самца; *1—12* — экземпляры из Тбилиси

сомы (рис. 7, *2*). Кожные органы краевого ранта отличаются размерами от двух других видов: колоколоподобные органы очень мелкие, значительно мельче «чашечек» щетинок, некоторые из последних приближаются по величине к вентральным органам (рис. 7, *3*). Стигма относительно крупная, а перитрема — широкая (0,06—0,07 *мм*, рис. 7, *4*, *5*).

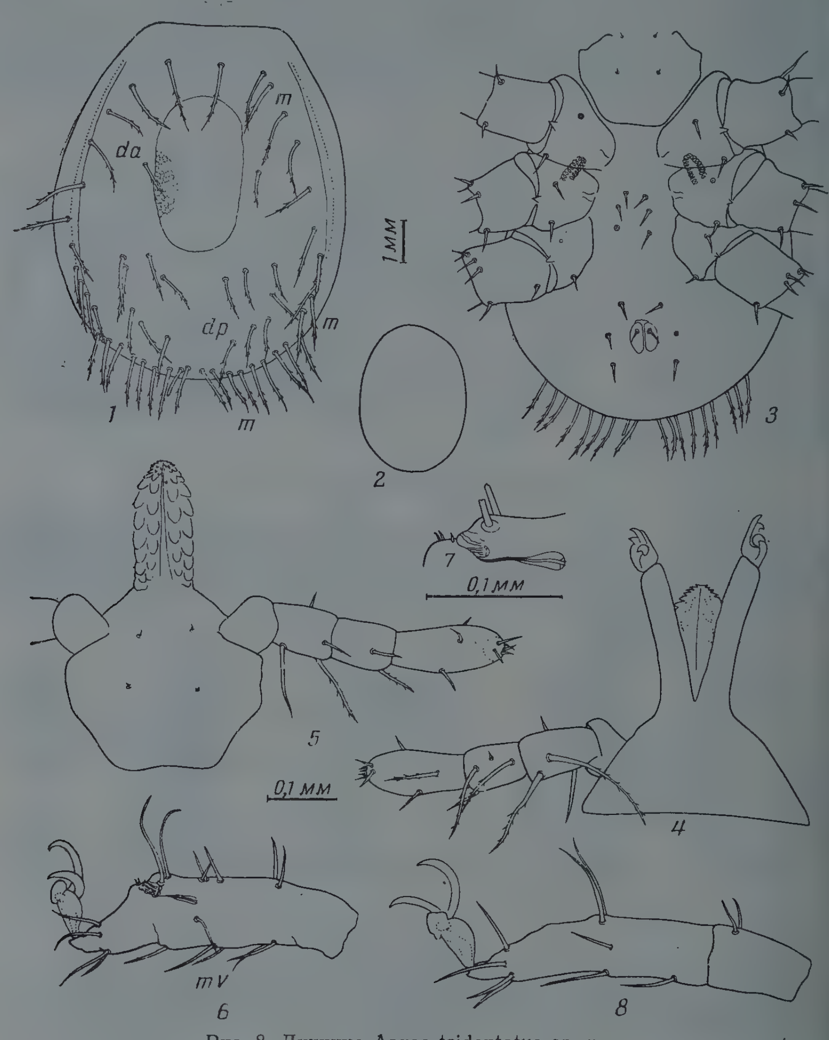


Рис. 8. Личинка Argas tridentatus sp. n.

1 — идиосома сверху; *2* — дорсальная пластинка; *3* — идиосома снизу; *4* — гнатосома сверху; *5* — гнатосома снизу; *6* — I лапка; *7* — внутренняя сенсилла органа Галлера I лапки; *8* — III лапка; *1—8* — от родителей из Тбилиси

У обоих полов II членик пальп резко расширяется дистально (рис. 7, *7*), но у самца он короче, чем у самки (рис. 7, *6*). Подвижный палец хелицер с 3 зубцами, вершинный зубчик его хорошо развит[3] (рис. 7, *8*, *9*).

Тазики I треугольные, суженные медиально, вертлуги I с тонкой продольной исчерченностью (рис. 7, *10*). Лапки I расширяются ди-

[3] По этому признаку вид получил свое название.

стально; вершинный конус и вершинный бугор их развиты хорошо. последний нависает над конусом (рис. 7, *11*, *12*).

Личинка. Голодные личинки относительно крупные. Идиосома овальная, в препаратах кпереди сужается резче за счет продольных складок (рис. 8, *1*, *3*); длина идиосомы 0,81—0,87 *мм*. Дорсальная пластинка правильно-овальная; отношение ее ширины и длины 1 : 1,5—1,8 (рис. 8, *1*, *2*); ширина ее колеблется от 0,21 до 0,26 *мм*, длина — от 0,34 до 0,38 *мм*. Краевые щетинки интенсивно опушены, длинные передние несколько длиннее задних; самые короткие — 0,08 *мм*, самые длинные — 0,17 *мм*. Количество дорсальных щетинок идиосомы: *m* — 19 или 20 пар, *da* — 1 пара, *dp* — 7 пар.

Длина гнатосомы сверху в среднем 0,34 *мм*, ширина — 0,34 *мм* (рис. 8, *4*). Расстояние *ph*—*ph*=*ph*—*pp* (рис. 8, *5*). Гипостом с 2—2 продольными рядами зубчиков, по 6—8 зубчиков в каждом ряду; имеется небольшая коронула; вершина слегка заострена; наибольшая ширина гипостома приходится на заднюю треть. Соотношение длины члеников пальп — 1 : 1,3 : 1 : 1,7. Длина IV членика пальц 0,14, ширина 0,06 *мм*. Количество щетинок на члениках пальц: 0, 5, 5,4 (без вершинных).

Средняя длина I лапки — 0,42, лапки III — 0,49 *мм* (рис. 8, *6*, *8*). Средняя длина *pd* — 0,068, а *mv* — 0,076 *мм*. Внутренняя сенсилла органа Галлера, как на рис. 8, *7*.

Распространение. Тбилиси, воробей; Симферополь, в трухе чердака жилого дома.

Таким образом, виды этой группы клещей, лучше всего отличаются на фазе личинки. Видовые отличия личинок столь же четки и постоянны, как и в других родах Ixodoidea. Взрослые клещи трех описываемых видов четко отличаются строением подвижного пальца хелицер, пальп, краевого ранта, лапок, размерами перитрем и другими признаками. Некоторые признаки, предлагаемые другими авторами: диски, складчатость ранта, форма генитального клапана самцов оказались неприемлемыми из-за значительной вариабильности в пределах даже одной и той же популяции или изменений в зависимости от функционального состояния клеща.

Кроме внешних структур, описываемые виды отличаются кариотипическими особенностями половых клеток. При одинаковом числе форма хромосом в этих клетках неодинакова (Горощенко, 1961).

ЛИТЕРАТУРА

Горощенко Ю. Л., 1962. Кариотипы аргасовых клещей (Argasidae) фауны СССР в связи с их систематикой. Цитология, IV, 2.

Филиппова Н. А., 1961. Новые данные об аргасовых клещах — паразитах птиц Крыма, Докл. АН СССР, 140, 1.

Cooley R. A. and Kohls G. N., 1944. Argasidae of North America, Central America and Cuba.

Дренски П., 1955, Състав и разпространение на кърлежите (Ixodoidea) в България. Изв. на Зоол. ин-т, IV—V.

Hoogstraal H., 1952. Notes on Egyptian Ticks (Ivodoidea) I. The Genus Argas (Argasidae) in the Cairo Area, Proc. Egypt. Acad. Sci., VII.

Hoogstraal M. and Kohls G. M., 1960. Observations on the Subgenus Argas (Ixodoidea, Argasidae, Argas). I. Study of A. reflexus reflexus (Fabricius, 1794), The European Bird Argasid, Ann. Entomol. Soc. America, 53, 5.— 1960a. Observations on the Subgenus Argas (Ixodoidea, Argasidae, Argas). 3. A Biological and Systematic Study of A. reflexus hermanni Audoin, 1827 (revalidaded), the African Bird Argasid, Ann. Entomol. Soc. America, 53, 6.

Kohls G.M. and Hoogstraal H., 1960. Observations of the Subgenus Argas (Ixodoidea, Argasidae, Argas). 2. A. cooleyi, New Species, from Western North American Birds, Ann. Entomol. Soc. America, 53, 5.

Nuttall G., Warburton C., Cooper W. and Robinson L., 1908. Ticks. A Monograph of the Ixodoidea. I. Argasidae.

R a f a l s k i J., 1956. Wystepowanie w Polsce kleszczy Argas vespertilionis Latr. i. Argas reflexus Fabr. (Arachnida, Ixodoidea). Polskie pismo Entomologiezne, XXIV.

S c h u l z e P., 1941. Das Geruchsorgan der Zecken. Untersuchungen über die Abwandlungen eines Sinnesorgans und seine stammesgeschichtliche Bedeutung, Z. Morphol. Ökol. Tiere, 37.

T h e o d o r O. a n d C o s t a M., 1960. New Species and New Records of Argasidae from Israel. Observations on the Rudimentary Scutum and the Respiratory System of the Larvae of the Argasidae. Parasitol., 50, 3—4.

MATERIAL ON THE TICKS BELONGING TO THE SUBFAMILY ARGASINAE PART 1. ADULT TICKS AND LARVAE OF THE GENUS ARGAS LATR., GROUP «REFLEXUS»

N. A. FILIPPOVA

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

S u m m a r y

Descriptions of three tick species of the subfamily Argasinae, «reflexus» group, are given as follows: Argas reflexus Fabr., A. hermanni Aud., A tridentatus sp. n. The ticks were described by the males, females and larvae. In the composition of A. hermanni Aud. four ecologico-geographical varieties are described, three of which occur in the fauna of the USSR. Distribution, hosts and habitats of species and varieties are shown on the basis of the collected material. Morphological characters are presented distinguishing all the phases of the life cycle of the species belonging to the «reflexus» group from A. persicus Oken.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

НЕСКОЛЬКО НОВЫХ ВИДОВ РОДА BRYAXIS KUG. КАВКАЗА (COLEOPTERA, PSELAPHIDAE)

КЛОД БЕЗЮШЕ

Музей естественной истории (Женева, Швейцария)

Род Bryaxis Kug. (=Bythinus auct.=Arcopagus Leach) особенно хорошо представлен на Кавказе; из 27 видов, известных в настоящее время для Кавказа,— 26 кавказские эндемики и только один распространен почти во всей Европе. Все эти виды хорошо характеризуются по строению копулятивного органа (эдеагуса), тогда как различия во внешней морфологии, включая вторичнополовые признаки, незначительны или несущественны.

Настоящая работа преследует цель познакомить читателей с шестью новыми видами. Я горячо надеюсь, что мне удастся впоследствии дать ревизию Bryaxis Кавказа, но для этого необходимо просмотреть типы некоторых видов, с которыми я еще незнаком, и предпринять исследование более значительного материала, чем тот, который я мог изучить до настоящего времени. Многочисленные виды этого рода несомненно будут еще обнаружены. Благодаря любезности М. С. Гилярова (Москва) я имел возможность изучить описанные в настоящей статье виды рода Bryaxis. Типы этих видов были мне великодушно переданы и находятся в моей коллекции, а все паратипы хранятся в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде.

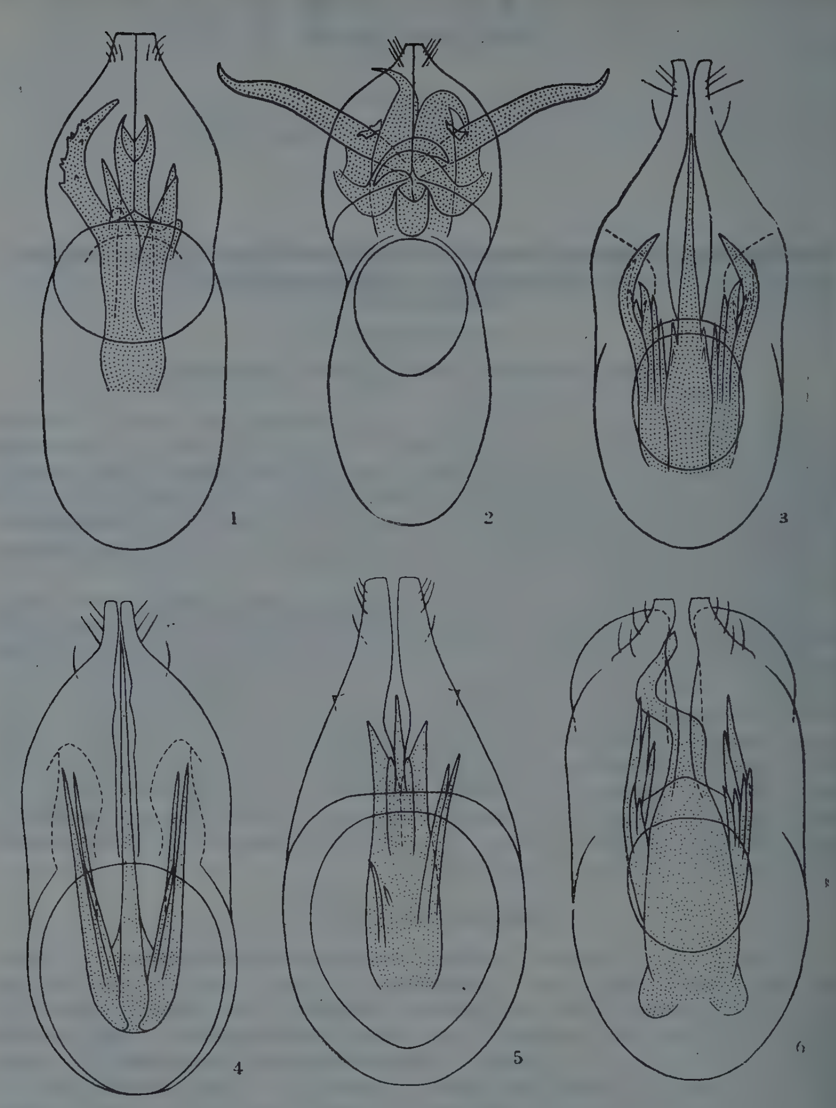
BRYAXIS BADIUS SP. N.

Длина 2,1 *мм*. Окраска сплошь красновато-коричневая, не темная. Ширина головы несколько превышает ее длину; голова заметно у́же, чем переднеспинка. Покровы головы гладкие и блестящие; вдоль всего темени проходит явственный киль; виски закругленные; глаза развиты нормально. 2-й и 3-й членики нижнечелюстных щупиков без какой-либо зернистости; длина последнего членика в 3 раза превосходит его ширину. Усики умеренно длинные — длина 3-го, 4-го и 5-го соответственно несколько превосходит их ширину, тогда как длина 6-го и 7-го лишь едва превосходит их ширину; длина 8-го равна его ширине; 9-й членик толще, чем предшествующие, и его длина менее ширины. 10-й членик еще толще, ширина его заметно больше длины, 11-й членик еще шире, а его длина равна длине трех предыдущих вместе взятых.

Ширина переднеспинки едва превосходит ее длину — наибольшая ширина в передней трети. Поверхность переднеспинки гладкая и блестящая.

Общая ширина обоих надкрылий несколько превосходит их длину; надкрылья довольно заметно точечные.

В т о р и ч н о п о л о в ы е п р и з н а к и с а м ц а. Каждый глаз состоит из 20 омматидиев. 1-й членик усиков (длина 0,17 *мм*, ширина 0,14 *мм*) с довольно выпуклой внутренней стороной, несущей посредине короткий и широкий бугорок. 2-й членик усиков (длина 0,09 *мм*, ширина 0,07 *мм*) овальный простой. Бедра несколько вздутые; передние голени в вершинной трети с глубокой вырезкой. Эдеагус (длина 0,67 *мм*) см. на рисунке *1*. Аджария, Батуми (найден К. В. Арнольди), 1 ♂ (голотип).



Эдеагус. Вид сверху. Хитиновые части, образующие вооружение внутреннего мешка эдеагуса, важные для систематики рода Bryaxis, на рисунках выделены для наглядности пунктиром

1 — Bryaxis badius sp. n. (Батуми), 2 — B. nitidulus sp. n. (Туапсе), 3 — B. ghilarovi sp. n. (станица Убинская), 4 — B. distinguendus sp. n. (Майкоп), 5 — B. arnoldii sp. n. (Туапсе), 6 — B. jucundus sp. n. (Джанхот)

Этот новый вид принадлежит к группе crassicornis (crassicornis Motsch. = elephas, Reitt., nakeralae Reitt., kurnakovi Bes. и disciger Roubal). Он особенно близок к B. nakeralae, от которого отличается более длинными члениками усиков от 5-го до 8-го и 1-м члеником усиков самца, несущим более выдающийся бугорок, а также строением эдеагуса.

BRYAXIS NITIDULUS SP. N.

Длина 1,8 *мм*. Окраска сплошь красновато-коричневая, не очень темная. Ширина головы несколько более ее длины; голова заметно ýже, чем переднеспинка. Поверхность головы гладкая и блестящая, но с несколькими точками позади усиконосных бугорков.

Вдоль всего темени проходит довольно четко выраженный киль; виски закругленные; глаза сравнительно плохо развиты. 2-й и 3-й членики нижнечелюстных щупиков на вентральной поверхности с легкой зернистостью; ширина последнего членика щупика в три раза менее его длины. Усики умеренной длины; длина 3-го членика в 1,5 раза превосходит его ширину, длина 4-го и 5-го соответственно несколько превосходит их ширину, 6-й 7-й и 8-й имеют длину, равную ширине, 9-й членик несколько шире, чем предшествующие, и ширина его несколько более длины, 10-й заметно шире и ширина его явственно превосхдит его длину, а 11-й еще несколько толще и имеет длину, почти равную длине четырех предыдущих члеников вместе взятых.

Ширина переднеспинки едва превосходит ее длину; шире всего она впереди от середины, поверхность ее гладкая и блестящая. Общая ширина надкрылий несколько превышает их длину; они довольно явственно пунктированные.

Вторичнополовые признаки самца. Каждый глаз из 13 омматидиев, 1-й членик усиков (длина и ширина, включая бугорок, соответственно 0,16 и 0,12 *мм*) явственно и равномерно расширяется от основания к вершине которая на внутреннем крае несет маленький бугорок (ширина бугорка превосходит его длину), направленный косо вперед. 2-й членик (длина 0,08 *мм*, ширина 0,06 *мм*) овальный, простой. Бедра не вздутые, передние голени в вершинной трети с глубокой вырезкой.

Вторичнополовые признаки самки. Глаза образованы 6—7 омматидиями каждый. 1-й членик усиков (длина 0 14 *мм*, ширина 0,07 *мм*) почти цилиндрический; 2-й членик (длина 0,07 *мм*, ширина 0,055 *мм*) овальный, простой.

Эдеагус (длина 0,60 *мм*) см. на рисунке *2*.

Краснодарский край, Туапсе, сбор К. В. Арнольди — 1 ♂, 1 ♀ (голотип и паратип).

Этот вид также относится к группе crassicornis, но отличается от всех известных видов формой 1-го членика усиков самца и строением копулятивного органа.

BRYAXIS GHILAROVI SP. N.

Длина 1,5—1,55 *мм*. Окраска всего тела красновато-коричневая, не очень темная. Ширина головы заметно превышает ее длину; голова заметно ýже, чем переднеспинка. Поверхность ее гладкая и блестящая, но с несколькими точками позади усиконосных бугорков. Вдоль всего темени проходит довольно четко выраженный киль. Виски закругленные, глаза развиты нормально. 2-й и 3-й членики нижнечелюстных щупиков на вентральной поверхности с несколькими легкими зернистостями; последний членик имеет длину, в 2,5 раза превышающую его ширину. Усики умеренно длинные; длина 3-го членика заметно превосходит его ширину, длина 4-го и 5-го едва превосходит их ширину, 6-й и 7-й в ширину такие же, как в длину, или их ширина едва превосходит длину; длина 8-го несколько менее его ширины; 9-й членик заметно шире, чем предшествующие, его ширина явственно превосходит длину, 10-й еще шире, явственно поперечный, а 11-й самый широкий, причем его длина равна длине 4 предшествующих члеников вместе взятых.

Ширина переднеспинки несколько больше ее длины, причем самая большая ширина в передней трети; поверхность переднеспинки гладкая и блестящая. Общая ширина надкрылий несколько превосходит их длину; пунктировка надкрылий явственная.

Вторичнополовые признаки самца. Глаза образованы 15 омматидиями каждый. 1-й членик усиков (длина и ширина, включая бугорок, соответственно 0,11—0,13 и 0,09—0,10 *мм*) явственно и постепенно расширяется от основания к вершине, на которой на внутренней стороне находится маленький, направленный косо вперед бугорок (ширина бугорка несколько более его длины).

2-й членик усиков (длина 0,055—0,06 *мм*, ширина 0,06—0,07 *мм*) на внутренней стороне несет слегка выпуклый хорошо заметный киль. Бедра слегка вздутые, голени в вершинной трети с глубокой вырезкой.

Вторичнополовые признаки самки. Глаза из 12 омматидиев каждый. 1-й членик усиков (длина 0,11 *мм*, ширина 0,06—0,65 *мм*) почти цилиндрический, простой; 2-й членик (длина 0,06 *мм*, ширина 0,045—0,05 *мм*) — овальный простой.

Эдеагус (длина 0,43—0,47 *мм*) изображен на рисунке 3.

Краснодарский край: станица Убинская (К. Арнольди) — 2♂♂ и 3♀♀ (голотип и паратипы), Джубга (К. Арнольди) — 2♂♂ и 1♀ (паратипы).

Я посвящаю этот красивый вид М. С. Гилярову (Москва) в знак моей признательности.

BRYAXIS DISTINGUENDUS SP. N.

Длина 1,55 *мм*. По наружной морфологии, включая вторичнополовые признаки самца, этот вид не отличается от B. ghilarovi. Даже структура и пропорции двух первых члеников усиков самца у этих двух видов одинаковы (длина и ширина 1-го членика усиков, включая бугорок, соответственно 0,13 и 0,10 *мм*; длина 2-го членика 0,06 *мм*; ширина — 0,065 *мм*).

Однако строение копулятивного органа позволяет различать эти два вида очень легко. Эдеагус (длина 0,48 *мм*) изображен на рисунке 4.

Краснодарский край, окрестности Майкопа (К. В. Арнольди), 1♂ (голотип).

BRYAXIS ARNOLDII SP. N.

Длина 1,5 *мм*. Почти идентичен по общим морфологическим признакам и вторичнополовым признакам самца виду Bryaxis ghilarovi, но хорошо отличается от последнего по строению копулятивного органа.

Длина последнего членика нижнечелюстных щупиков почти в три раза превосходит его ширину. Ширина переднеспинки едва превышает ее длину; наибольшая ее ширина несколько кпереди от середины.

Вторичнополовые признаки самца. Глаза каждый из 15 омматидиев. 1-й членик усиков (длина и ширина, включая бугорок, соответственно 0,13 и 0,10 *мм*) явственно и равномерно расширяющийся от основания к вершине. На вершине на внутренней стороне маленький бугорок, длина которого несколько более основания, направленный косо вперед. 2-й членик усиков (длина 0,07 *мм*, ширина 0,07 *мм*) несет на внутренней стороне явственный слегка выпуклый киль, образующий с внутренним вершинным углом маленькое выступающее острие. Бедра слегка вздутые, передние голени в передней трети с глубокими вырезками.

Эдеагус (длина 0,54 *мм*) изображен на рисунке 5.

Туапсе, Краснодарского края (сборы К. В. Арнольди, 1♂, голотип).

Автор счастлив возможности посвятить этот новый вид К. В. Арнольди в Москве, нашедшему все описываемые здесь виды рода Bryaxis.

BRYAXIS JUCUNDUS SP. N.

Длина 1,55 *мм*. Почти идентичен по общей морфологии, включая вторичнополовые признаки самцов и самок, B. ghilarovi, но хорошо отличается от этого вида по строению копулятивного аппарата.

Последний членик нижнечелюстных щупиков имеет длину, почти в 3 раза превышающую его ширину.

Вторичнополовые признаки самца. Каждый глаз состоит из 15 омматидиев. 1-й членик усиков (длина и ширина, включая бугорок, соответственно 0,11 и 0,10 *мм*) заметно и равномерно расширяющийся от основания к вершине, на которой на внутреннем крае находится маленький стройный бугорок (длина его несколько превосходит ширину), направленный косо вперед.

2-й членик усиков (длина 0,06 *мм*, ширина 0,06 *мм*) с хорошо выраженным, слегка выпуклым килем на внутреннем крае.

Бедра слегка вздутые, передние голени в вершинной трети с глубокой вырезкой.

Вторичнополовые признаки самки. Каждый глаз образован 8—9 омматидиями. 1-й членик усиков (длина 0,11 *мм*, ширина 0,06 *мм*) почти цилиндрический, простой. 2-й членик усиков (длина 0,06 *мм*, ширина 0,05 *мм*) овальный, простой.

Эдеагус (длина 0,43 *мм*) изображен на рисунке 6.

Джанхот близ Геленджика (Краснодарский край), сборы К. В. Арнольди — 1♂ и 1♀ (голотип и паратип).

Виды Bryaxis ghilarovi sp. n., B. distinguendus sp. n., B. arnoldii sp. n. и B. jucundus sp. n. образуют вместе с B. rostratus Motsch. (=B. murida Saulcy) и B. vlastae Roubal небольшую группу видов, очень сходных друг с другом по общей морфологии, включая и вторичнополовые признаки, но исключительно хорошо отличаются друг от друга по строению копулятивного органа. Эдеагус у этих видов рода Bryaxis во всех частях строения выявляет поистине удивительную пластичность.

QUELQUES BRYAXIS NOUVEAUX DU CAUCASE (COLEOPTERA, PSELAPHIDAE)

CLAUDE BESUCHET.

Muséum d'Histoire naturelle de Genève, Suisse.

Résumé

Les six espèces nouvelles décrites dans ce travail portent à vingt-sept le nombre des *Bryaxis* du Caucase.

Les *Bryaxis badius* n. sp. (Batoum, 1 ♂) et *nitidulus* n. sp. (Tuapse, 1 ♂ 1 ♀) appartiennent au groupe de *crassicornis*: crassicornis Motsch. = *elephas* Reitt., nakeralae Reitt., *kurnakovi* Bes. et *disciger* Roubal. *B. badius* diffère de *nakeralae* avec lequel il s'apparente étroitement par les articles 5 à 8 des antennes up peu plus longs, par le scape du mâle orné d'un tubercule plus saillant et par l'éléage (fig. 1). *B. nitidulus* diffère de toutes les espèces connues du groupe de *crassicornis* par le scape du mâle nettement et régulièrement élargi de la base à l'apex, orné à l'angle apical interne d'un petit tubercule plus large que long dirigé obliquement en avant et par l'édéage (fig. 2).

Les *Bryaxis ghilarovi* n. sp. (Ubinskaja, 2 ♂♂ 3 ♀♀; Dzhubga, 2 ♂♂ 1 ♀), *distinguendus* n. sp. (Maikop. 1 ♂), *arnoldii* n. sp. (Tuapse, 1 ♂) et *jucundus* n. sp. (Djankhot, 1 ♂ 1 ♀) forment avec *rostratus* Motsch.=murida Saulcy et *vlastae* Roubal un petit groupe d'espèces très semblables par la morphologie générale et les caractères sexuels mais extrêmement bien caractérisées par l'édéage (fig. 3 à 6).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1961, том XL, вып. 12

ЗИМНЕЕ РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК МОШЕК (DIPTERA, SIMULIIDAE)

В. С. ОДИНЦОВ

Кафедра энтомологии биолого-почвенного факультета Московского государственного университета

До недавнего времени считалось, что мошки зимуют в стадии диапаузирующего яйца, как в большинстве мест с умеренным климатом (Рубцов, 1956), так и в Карелии (Усова, 1953) и Предуралье (Бельтюкова, 1953). По данным И. А. Рубцова (1956), в Европейской части СССР в стадии яйца зимуют отдельные разновидности Odagmia ornata Mg., а также Eusimulium aureum Fries., E. latipes Mg. О зимовке в стадии яйца E. aureum Fries. пишет и З. В. Усова (1953).

Зимовка мошек в стадии личинок (Рубцов, 1956) указывалась как исключение для отдельных видов мошек. Позже И. А. Рубцовым (1957) была установлена зимовка в фазе личинки Wilhelmia equina L., B. erythrocephala De Geer. и некоторых разновидностей O. ornata Mg. для зоны леса и тайги. Фриден с соавторами (F. J. H. Fredeen, J. G. Rempel and A. P. Arnason, 1951), отмечая единичный случай нахождения зимой небольшого числа личинок Simulium arcticum Mall. в р. Саскатчеван, указывали, что для этого вида характерна зимовка в стадии яйца.

Сведения о нахождении личинок мошек зимой приводят В. Ч. Дорогостайский, И. А. Рубцов и Н. М. Власенко (1935), И. А. Рубцов (1935), К. Н. Бельтюкова (1953), З. В. Усова (1953а).

Зимовка мошек в стадии личинки старшего возраста (со зрелыми дыхательными нитями) и куколки отрицалась (Рубцов, 1940, 1956; Fredeen and al., 1951; Бельтюкова, 1953).

В южных широтах — на Кавказе и Средней Азии наблюдалось зимнее развитие личинок (Тертерян, 1951).

Нами для средней полосы Европейской части РСФСР было установлено своеобразное зимнее развитие личинок мошек.

Впервые автор встретился с необходимостью изучения зимовки мошек осенью 1959 г., задавшись целью пронаблюдать сезонное чередование поколений нескольких кровососущих видов мошек, населяющих р. Северку (Московская обл., Михневский р-н). Для этого было проведено круглогодичное наблюдение за ранее изученным участком р. Северки, путем периодического, подекадного взятия проб личинок и куколок из реки.

Р. Северка, правый приток Москва-реки, имеет длину около 110 *км* (Быков, 1951). Ширина реки на изучаемом участке 3—5 *м*, глубина в среднем 0,5—1,5 *м*. Ложе реки обильно заросло водными растениями, среди которых преобладают Carex sp. и Potamogeton sp. Дно песчаное, местами заиленное. Вода прозрачная, скорость течения в среднем 0,2—0,5 *м/сек*, на перекатах — до 1,5 *м/сек*. В реку впадает много родниковых ручейков, почему вода в ней летом сравнительно холодная (порядка 14—16°), зимой же, наоборот, относительно теплая. Главным образом, это касается мест впадения ручейков, где река не покрывается льдом большую часть зимы. Берега р. Северки густо поросли ивой.

Зимой в быстротекущих, а поэтому местами незамерзающих участках р. Северки, температура воды была в пределах — 0,4—0,7°. Здесь на небольшой глубине, примерно 20—25 *см*, в течение всей зимы обнаруживались личинки мошек. Вначале мы полагали, что личинки мошек находятся только в незамерзающих участках реки, но, прорубив во льду лунки и тщательно обследовав несколько мест, ранее известных нам своим летним обилием мошек, мы обнаружили и здесь большое количество личинок на водных растениях. Это отмечалось как в р. Северке, так и в реках Малая Пекша (Владимирская обл.), Шлина и Шлинка (Калининская обл.).

Зима 1959/60 г. в средней полосе Европейской части РСФСР отличалась обилием снега; поэтому при прорубании лунок приходилось снимать с поверхности льда слой снега толщиной в 0,5—1 *м*. В этих участках реки также обнаруживались подо льдом личинки мошек. В р. Шлинке личинки мошек были обнаружены в незамерзающем участке реки, покрытом плотным слоем снега полутораметровой высоты. Во всех приведенных случаях температура воздуха была значительно (на 5—10°) ниже температуры воды реки.

Ниже приводится среднемесячная температура (в ° С) осенне-зимне-весеннего периода в Михневском р-не Московской обл. (по Абрамовичу, 1946):

Число лет наблюдений	Период наблюдений	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV
15	1924—1938 г.	10,9	5,1	—0,6	—8,1	—10	—11,2	—4,6	3,7

В табл. 1 даны климатические показатели для зимы в Калининской обл.

Таблица 1

Климатические показатели для зимы в Калининской области в районе рек Шлина и Шлинка (по Бочарову, 1951)

Показатели	Месяцы				
	XI	XII	I	II	III
Среднемесячная температура воздуха	—2	—8	—10	—9	—5
Минимальная температура	—29	—30	—50	—42	—38
Максимальная температура	+13	+7	+4	+4	+14

В ноябре — феврале мы в большом количестве находили личинки мошек младшего возраста. Их поведение ничем не отличалось от такового в летних условиях: личинки были очень подвижны, при дотрагивании проявляли инстинкт бегства, перемещаясь с помощью паутинки на другое место. Таким образом, никакого холодового оцепенения и неподвижности личинок отмечено не было.

Личинки мошек, подвергшиеся при доставке в лабораторию трехчасовому охлаждению до —5°, после 15—20-минутного содержания в лаборатории при комнатной температуре вновь становились нормально подвижными. Поэтому совершенно прав И. А. Рубцов (1935), указавший, что непродолжительное промерзание водоемов, если температура падает не ниже —3°, не уничтожает мошек.

Единичные жизнеспособные куколки мошек B. erythrocephala De Geer., E. augustitarse Lundstr., E. aureum Fries., E. brachyantherum Rubz. и O. ornata Mg. обнаруживались в р. Северке до 15 ноября (сборы 1959 г.), при температуре воды 1° и воздуха 2°. Это были, по-видимому, запоздавшие в своем развитии куколки мошек летних генераций, для развития которых зимой в реке нет подходящих условий, в результате

чего они гибнут. Ибо позже, в декабре — марте, несмотря на тщательные поиски, куколки мошек в реке не встречались. В лаборатории из этих куколок через 1—5 суток выплаживались имаго (см. табл. 2).

Учитывая, что в течение первых холодных зимних месяцев в реках встречаются лишь личинки младших возрастов (без дыхательных нитей), можно думать о существовании определенной зависимости между возрастом личинок и отрицательной температурой воды.

Зимой, когда вода в реке имеет нулевую температуру и ниже и, следовательно, слабую насыщенность кислородом, личинки мошек нуждаются в таком органе дыхания, который обеспечивал бы максимальное усвоение кислорода из воды. Этому требованию отвечает кожа личинок. Наше предположение полностью согласуется с результатами опытов Вагнера (Wagner, 1925, приводится по Рубцову, 1960), который установил, что у личинок мошек первого возраста трахейной системы нет и они дышат кожей.

З. А. Радзивиловской (1950) и нами (Одинцов, 1960) было установлено, что молодые (без дыхательных нитей) личинки в отличие от личинок старших возрастов, менее требовательны к кислородному насыщению воды. Личинки старшего возраста, имеющие дыхательные нити, не могут жить при отрицательной температуре, и, естественно, они встречаются только ранней весной, когда температура воды становится положительной и насыщенность ее кислородом увеличивается. Первые три экземпляра личинок с дыхательными нитями были нами обнаружены в р. Северке 20 марта (сборы 1960 г.) при температуре воды 0,5°.

С этим согласуется наблюдаемая нами в течение ряда зимних месяцев своеобразная миграция личинок. По мере роста личинки в реке перемещаются в хорошо аэрируемые места, например, от основания узколистного растения к его верхушке, более колеблемой и обтекаемой водной струей. Обычно такое перемещение завершается к концу февраля или в марте, ко времени перехода личинок в старшие возрасты и появления у них дыхательных нитей. И, наоборот, перед окукливанием зрелые личинки перемещаются на участки, не так сильно омываемые течением. Это соответствует периоду окончания формирования личинкой дыхательных нитей.

В естественных условиях, в незамерзающих участках реки, личинки предпочитают прикрепляться на старых почерневших листьях, на листьях или другом субстрате, покрытом черным илом, т. е. в местах, сильно прогреваемых солнцем. Следовательно, они проявляли положительный термотаксис. И в то же время мы неоднократно находили личинок младшего возраста в нишах камней (в «холодных» местах) на глубине 25—30 *см*. Перенесенные в аквариум, они нормально заканчивали свое развитие, окукливались, давали имаго.

Помещая личинок в аквариум, мы задались целью установить, в каком из физиологических состояний находятся личинки мошек в реке зимой: диапаузы, зимнего торможения или спячки.

Личинки, перенесенные в специально оборудованный электровибрационным воздуходувным устройством аквариум (Одинцов, 1960), через 2—3 часа переместились на предпочитаемые ими хорошо аэрируемые участки: на листья валлиснерии, располагающиеся в потоке воздушных пузырьков, выходящих из распылителей, и на стеклянные стенки аквариума. Поведение личинок в аквариуме было обычным. В лупу хорошо была видна активная работа их вееров-фильтраторов.

Несмотря на то, что разница температур воды реки (от —0,3 до —0,7°), наружного воздуха (—6° и близкой к ней) и воды аквариума (16°) была огромна, теплового шока (Рубцов, 1956) ни у одного из экземпляров подопытных личинок отмечено не было. Личинки мошек младшего возраста в условиях аквариума жили и нормально разви-

Таблица 2

Сроки развития в аквариуме отдельных видов зимующих мошек

Время сборов, T° воды реки и наружного воздуха	Виды мошек	Даты: отлова личинок младшего возраста (без дыхательных нитей)	Даты: появления первых личинок с дыхательными нитями	Даты: появление первых куколок	Даты: выплода имаго (♀ + ♂)	Общее время развития от личинок младшего возраста до первых имаго (в сутках)
Ноябрь вода 1° воздух 3°	Boophthora erythrocephala De Geer.	15. XI 1959		Указанные виды были собраны в фазе куколки, за исключением O. rotundata (Собрана в фазе личинок мл. возраста). В лаборатории они не доращивались.	18.XI (0 + 4)	3
	Eusimulium angustitarse Lundstr.				17.XI (2 + 0)	2
	E. aureum Fries.				20.XI (0 + 2)	5
	E. brachyantherum Rubz.				19.XI (2 + 0)	4
	Odagmia ornata ornata Mg.				16.XI (10 + 0)	1
	O. rotundata Rubz.				—	—
Декабрь вода 0,7° воздух 6°	Boophthora erythrocephala De Geer.	13.XII 1959	25.XII 1959 на 12-й день	26.XII 1959 на 13-й день	8—14.I (2+8)	26
	Eusimulium angustitarse Lundstr.				15.I (2+0)	
	E. securiforme Rubz.				16.I (2+0)	
	Odagmia, o. pratorum Fried.				5.I (0+6)	
	O. rotundata Rubz.				9.I (2+2)	

Январь вода – 0,5° воздух — 0°	Eusimulium angustitarse Lundstr.	21.I 1960	18.I 1960 на 7-й день	1.II 1960 на 11-й день	14—17.II / (2+3)	19
	E. latigonium Rubz.				9—15.II / (8+6)	
	Odagmia o. ornata Mg.				10.II / (2–0)	
	O. o. pratorum Fried.				11 II / (6+0)	
	O. rotundata Rubz.				12–14 II / (6+[illegible])	
Февраль вода 0,5° воздух 2°	Boophthora erythrocephala De Geer.	23 II 1960	26.II 1960 на 3-й день	28 II 1960 на 5-й день	6—11.III / (5+3)	10
	Eusimulium angustitarse Lundstr.				5–14.III / (1+4)	
	E. latigonum Rubz.				7.III / (2+0)	
	Odagmia o. pratorum Fried.				4—14.III / (40+48)	
	O. rotundata Rudz.				5—14 III / (16+5)	
Март вода 0,5° воздух 4°	Boophthora erythrocephala De Geer.	20.III 1960	21.III 1960 на 2-й день	23.III 1960 на 3-й день	29—30.III / (2+3)	8
	Eusimulium angustitarse Lundstr				29.III—27.IV / (5+14)	
	E. latigonium Rubz.				29.III / (2+0)	
	Odagmia o. ornata Mg.				29–30.III / (2+3)	
	O. o. pratorum Fried.				28—30 III / (17+23)	
	O. rotundata Rubz.				28.III—4.IV / (55+72)	

вались, превращаясь в личинок старшего возраста, а затем в куколок и имаго.

Ниже приводятся результаты опытов, полученные при выведении в аквариуме зимующих личинок мошек (табл. 2).

Как видно из таблицы, в результате лабораторного опыта на личинках из р. Северки, была достоверно установлена зимовка в стадии личинки пяти видов мошек: Boophthora erythrocephala De Geer, Eusimulium angustitarse Lundstr., E. latigonium Rubz., Odagmia rotundata Rubz. и двух подвидов O. ornata Mg. (O. o. ornata Mg. и O. o. pratorum Fried)[1]. Для некоторых из них (E. aureum Fries., E. latigonium Rubz., O. ornata Mg.) ранее отмечалось, что они зимуют в стадии яйца (Рубцов, 1956). Что же касается остальных видов мошек, то об их зимовке не было известно ничего.

Куколки E. brachyantherum Rubz.[2] были обнаружены 15 ноября 1959 г. в р. Северке (Московская обл.). В лаборатории из куколок вывелись имаго (2 ♂♂). Позже в сборах 13 декабря 1959 г., 21 января, 23 февраля и 20 марта 1960 г. E. brachyantherum Rubz. больше не встречался. Данный вид интересен тем, что ранее был известен в Таджикистане и Армении. Там он встречается в мелких горных родниковых ручейках с температурой воды, достигающей в летние месяцы 20—25° (Рубцов, 1956). В году развивается два поколения. Нахождение E. brachyantherum Rubz. в Московской обл. значительно расширяет ареал распространения этого вида, северная граница которого лежит где-то в средней полосе Европейской части РСФСР. По-видимому, и здесь E. brachyantherum Rubz. развивается в двух поколениях. Второе его поколение — позднелетнее. Единичные запоздавшие в развитии куколки этого поколения и были нами обнаружены. Высокая их жизнеспособность (перенесение низкой температуры до 1°) вероятно объясняется тем, что и летом развитие E. brachyantherum Rubz. приурочено к родниковым ручьям (и рекам, питаемым ими — р. Северка), вода которых бывает сравнительно холодной.

Прослеживая продолжительность развития личинок младшего возраста со времени отлова их в реке и до образования у них дыхательных нитей, можно, легко заметить, что в раннезимние месяцы эти сроки сравнительно большие, но чем ближе к весне, тем они короче. Например, первые личинки с дыхательными нитями из декабрьских сборов были замечены в аквариуме на 12-й день, из январских — на 7-й, из февральских — на 3-й, из мартовских — на 2-й день. Соответственно, появление куколок отмечалось на 13-й, 11-й, 5-й, 3-й день; имаго — на 26-й, 19-й, 10-й, 8-й день (см. рисунок).

Сравнивая продолжительность развития в лаборатории зимних, например декабрьских (26 дней), январских и т. д. личинок с таковым летних личинок этого же вида (28 дней; Одинцов, 1960), можно установить их примерный возраст для каждого зимнего месяца в отдельности. Так, можно полагать, что в декабре зимующие личинки находятся, примерно, во второй возрастной стадии, в январе — в третьей, в феврале-марте — в стадии, близкой к последней, имеющей дыхательные нити.

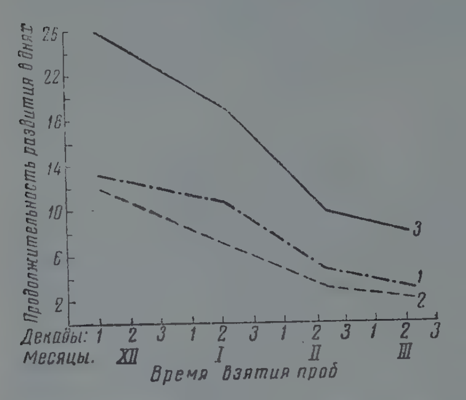
Таким образом, зимой личинки мошек находятся в процессе непрекращающегося развития. Ко времени наступления благоприятных температурных условий (примерно в апреле) период личиночного развития обычно завершается, и личинки готовы превратиться в куколки.

---

[1] Видовой состав летней фауны мошек р. Северки (сборы 1959 г.; Одинцов, 1960) — B. erythrocephala De Geer., O. o. ornata Mg., Simulium morsitans Edw., S. galeratum Edw., Wilhelmia secundata Bar.

[2] Зимние формы указанных видов мошек по сравнению с типичными (Рубцов, 1956) имеют ряд морфологических отличий, их описание является предметом отдельного сообщения.

Продолжительность развития куколок зимних мошек в лабораторном эксперименте несколько удлинена. Так, в аквариуме развитие куколок, выведенных из личинок декабрьских сборов, занимает 13 дней, январских — уже 8, февральских и мартовских — 5 дней. Следовательно, продолжительность развития куколок зимующих мошек уже в конце февраля-марте равна таковой мошек, развивающихся летом. Наше предположение о том, что в реке в это время личинки уже вполне созрели для окукливания, очевидно, близко к истине. За исключением E. latigonium Rubz., все указанные нами виды мошек были ранее зарегистрированы как кровососы, а некоторые — как злостные кровососы (Рубцов, 1956). Это согласуется с выводами И. А. Рубцова (1954, 1958, 1959) о том, что если личинки развиваются в неблагоприятных условиях и, следовательно, для дальнейшего развития в своем теле не накапливают достаточного количества питательных веществ (в виде жирового тела), то вышедшие из них имаго для завершения гонотрофического цикла особенно нуждаются в дополнительном питании — кровососании.



Продолжительность и сроки наступления следующей возрастной фазы у личинок младшего возраста (без дыхательных нитей), собранных в р. Северке зимой 1959/60 г. и помещенных в аквариум для доращивания

1 — сроки появления первых куколок, 2 — сроки появления первых личинок с дыхательными нитями (на какой день), 3 — сроки появления первых имаго

Поскольку личинки мошек зимой находятся в состоянии развития, а не диапаузы, они нуждаются в большом количестве пищи. Накопленных с осени в организме личинки запасных питательных веществ для этого явно недостаточно, если учесть, что зимнее развитие личинки протекает в течение 6—7 мес. Поэтому в процессе зимнего развития личинка должна питаться. Внешне это должно выражаться прежде всего в интенсивной работе личиночных вееров и мандибул, что и отмечалось нами при наблюдениях за поведением личинок в естественных условиях их обитания, в реке.

Кроме того, наблюдая в лупу за поведением личинок мошек, прикрепившихся на одной из стенок аквариума, мы установили, что периодически, примерно через 35—50 сек, от заднего конца тела личинки отделялись мелкие темно-коричневого цвета комочки ее кишечного содержимого. Каждый раз этому предшествовало увеличение в объеме и уплотнение кишечного содержимого прямой кишки личинки.

22 марта 1960 г. из числа личинок, собранных в р. Северке двумя днями раньше подо льдом, при температуре воды 0,5°, и содержащихся в дальнейшем в специально оборудованном аквариуме, 15 личинок были отсажены в трехлитровую музейную банку, наполненную предварительно дехлорированной водопроводной водой. Вода в банке постоянно аэрировалась при помощи электровибрационного воздуходувного устройства (Одинцов, 1960). Наличие для личинок какой-либо пищи исключалось. В другой, такого же объема банке, где вода изобиловала пищей, содержались контрольные личинки.

Через 10,5 часов как подопытных, так и контрольных личинок извлекали из воды, в течение суток просветляли в щелочи и затем просматривали под микроскопом. У подопытных личинок, в отличие от контрольных, передняя половина средней кишки была совершенно

свободна от пищи, а задняя заполнена комочкообразным содержимым со множеством пузырьков воздуха, отчего прежняя конфигурация кишечника была нарушена. У контрольных личинок кишечная трубка была заполнена однородной плотной массой и имела обычную цилиндрическую форму.

Во втором опыте было применено скармливание личинкам подкрашенной пищи. В качестве пищи были использованы сухие дафнии, которые в течение суток выдерживались в 10%-ном водном растворе метиленовой синьки. Затем после трех-четырехразового промывания в дистиллированной воде их высушивали и растирали в порошок.

Пищу личинкам давали из расчета 0,05 *г* в сутки на 10 личинок в литровом аквариуме. Как и в предыдущем опыте, исследованию подвергались личинки младшего и старшего возрастов. В аквариум их помещали по 10 экз. Через 0,5—1 час. с помощью пипетки в воду аквариума вводили в виде водной суспензии подкрашенный корм. Контрольных личинок содержали в идентичных условиях; им давали неподкрашенных дафний. Опыт проводился в трехкратном повторении.

Через 10,5 часа после начала опыта личинок вскрывали под микроскопом и отпрепарированную кишечную трубку каждой из личинок помещали в отдельности в капле дистиллированной воды на часовое стеклышко.

У подопытных личинок передние $^{2}/_{3}$ средней кишки были заполнены плотным, темно-синего цвета пищевым комком, а задняя треть имела светло-голубую окраску. У личинок, содержащихся в условиях опыта в течение $22^{1}/_{2}$ часов, кишечная трубка полностью была заполнена однородным, темно-синего цвета содержимым.

Таким образом, как в первом, так и во втором опытах наше предположение о нормальном функционировании кишечника у зимующих личинок полностью подтвердилось.

Следует отметить, что функционирование кишечника у зимующих личинок происходит более медленно, чем у летних личинок. Так, в нашем опыте опорожнение кишечника зимующих личинок длилось 18—20 час., у летних же личинок оно продолжается лишь 6—8 час. (Рубцов, 1956).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ И ПРАКТИЧЕСКИЕ ВЫВОДЫ

Оценивая полученные результаты, мы принимали во внимание, кроме прямых опытных данных, и косвенные аргументы, вытекающие из них. Так, о переходе личинок в следующий возраст мы судили по ускорению сроков их развития в аквариуме. Например, у личинок, отловленных в декабре, развитие до имаго в аквариуме занимало 26 суток, а у мартовских — всего лишь 8 суток.

Нам могут возразить, что только в лаборатории начинается развитие личинок мошек. Но это не так. Сразу же после отлова из реки у личинок, помещенных в аквариум, ротовые придатки (веера, мандибулы, максиллы), предназначенные для улавливания пищи, активно функционировали. При просматривании личинок под микроскопом кишечники их были заполнены пищевой кашицей. Высокая степень потребления кислорода при большой прожорливости и малой подвижности создает благоприятные предпосылки для активной жизни личинок мошек зимой в воде с отрицательной температурой.

Общий вывод таков: мошкам свойственно активное переживание неблагоприятных зимних условий в фазе развивающейся личинки. Зимующие личинки мошек обнаружены в различных климатических зонах: в Восточной Сибири (Дорогостайский, Рубцов и Власенко, 1935; Рубцов, 1935), в Предуралье (Бельтюкова, 1953), в Карелии (Усова,

1953), под Ленинградом (Рубцов, 1949, 1960[3]) и нами в ряде областей[4] средней полосы Европейской части РСФСР.

Применяя метод лабораторного выведения мошек (Одинцов, 1960) для доращивания зимующих личинок, нам удалось выявить очень важную в практическом отношении зимнюю фауну мошек. Эти опыты явились как бы подтверждением подмеченной И. А. Рубцовым (1959) причинной зависимости между неблагоприятными условиями развития зимующих личинок и кровососущим характером весенней популяции развивающейся из них.

Основываясь на достоверно установленном для зимующих личинок мошек принятии пищи, нам представляется возможным рекомендовать проводить борьбу с ними в этот период. Зимой это делать удобно: легкий подход по льду к обрабатываемому участку реки, подвоз аппаратуры, ларвицидов и т. п.

Зимний период удобен для таких обработок и по другой причине. Зимой рыбы лежат, скопившись большими массами без движения, в оцепенении в наиболее глубоких частях водоемов. В таком состоянии они находятся со времени замерзания водоемов и до появления первых закраин и прибывания весенней воды (Гладков, 1943).

Спускаемые в реку, под лед, маслянистые ларвициды, естественно, будут распространяться в верхних слоях водоемов. Здесь они будут оказывать токсическое воздействие на личинок мошек, которые обычно находятся на глубине 15—25 *см* от поверхности воды. Рыбы же, находящиеся на большой глубине, у дна, для маслянистых ларвицидов будут недосягаемы.

Таким образом, зимние обработки явятся своего рода профилактической мерой для предотвращения выплода весенней кровососущей популяции мошек.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамович Д. И., 1946. Река Пахра как пример малых рек Московской области, Тр. Ин-та геогр., I, вып. 38.

Бельтюкова К. Н., 1953. Материалы по изучению кровососущих мошек (Simuliidae, Diptera) Предуралья, Канд. дис. Пермь.

Бочаров М. М., 1951. Природа Калининской области, Калининиздат.

Быков В. Д., 1951. Москва-река, М.

Гладков Н. А., 1943. Краткий очерк сезонных явлений в жизни рыб Московской области, Календарь русской природы, кн. I, М.

Дорогостайский В. Ч., Рубцов И. А. и Власенко Н. М., 1935. Материалы для изучения систематики, географического распространения и биологии мошек (Simuliidae) Восточной Сибири, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 5.

Одинцов В. С., 1960. Лабораторное культивирование кровососущих мошек (Diptera, Simuliidae), Сообщ. I. Выведение в лаборатории куколок и имаго из личинок младших стадий, Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 11.

Радзивиловская З. А., 1950. К экологии личинок и куколок мошек (сем. Simuliidae) горных районов Южно-Уссурийской тайги, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 12.

Рубцов И. А., 1935. Материалы по биологии и экологии мошек (сем. Simuliidae), Изв. Биол.-геогр. н.-и. ин-та Иркутск. гос. ун-та, 6, 2—4.— 1936. К биологии и экологии мошек (Simuliidae) Восточной Сибири, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 6.— 1940. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР. Двукрылые, 6, 6, М.— Л.—1949. Новое о зимовке мошек (Simuliidae, Diptera). Докл. АН СССР, 66, 3.—1954. Мошки Европейской части СССР и меры борьбы с ними, Изд-во АН СССР, М.— Л.— 1956. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые, изд. 2-е. М.— Л., 6, 6.—1957. К биологическому обоснованию системы мероприятий по борьбе с мош-

---

[3] И. А. Рубцов любезно сообщил мне об обнаружении под Ленинградом трех видов мошек, развивающихся зимой. Некоторые из них были обнаружены им в виде довольно крупных личинок еще в январе.

[4] В р. Малая Пекша (Владимирская обл.) были обнаружены зимующие личинки Eusimulium aureum Fries. и Odagmia ornata pratorum Fried., в реках Шлине и Шлинке (Калининская обл.) — E. aureum Fries., O. o. pratorum Fried.

ками, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 3.—1958. Гонотрофический цикл у кровососущих мошек, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 18.—1959. Симпатрические виды мошек, Докл. на IX и X ежегодн. чтен. пам. Н. А. Холодковского.— 1960. Гонотрофический цикл у растительноядных видов мошек (Diptera, Simuliidae). Энтомол. обозр., 39, 3.
Тертерян А. Е., 1951. Мошки (Simuliidae) Армении, Канд. дис., Ереван.
Усова З. В., 1953. Мошки (сем. Simuliidae, Diptera) Карело-Финской ССР и Мурманской области, Автореф. дис., Л.— 1953а. Мошки (сем. Simuliidae, Diptera) Карело-Финской ССР и Мурманской области, Дис. Л.
Fredeen F. Y. H., Rempel J. G. and Arnason A. P., 1951. Egglaying Habits, Overwintering Stages and Lifecycle of Simulium arcticum Mall. (Diptera: Simulidae), Canad. Entomol., vol. LXXXIII, No. 3.

DEVELOPMENT OF SIMULIID-LARVAE (DIPTERA) IN WINTER

V. S. ODINTSOV

Department of Entomology, Biological-Pedological Faculty, State University of Moscow

Summary

Development of Simuliid-larvae in winter was found by the author in the mid-zone of the European part of the RSFSR. Simuliid-larvae of younger age (without respiratory filaments) were met with under the ice in the rivers of Moscow, Vladimir and Kalinin regions, as well as in the areas with the quick current that were not frozen, during winter months. No cold stupor of larvae was observed.

When being carried to an aquarium provided with blasting device the larvae underwent normal development and passed metamorphosis to older larvae, pupae and adults. No thermal shock of the larvae was found.

A hibernation at the stage of young larvae was found by the author in Boophthora erythrocephala De Geer., Eusimulium angustitarse Lundstr., E. latigonium Rubt., Odagmia rotundata Rubz., O. ornata ornata Mg., O. o. pratorum Fried.

The duration of the development of hibernating larvae and pupae was stated in a labor experiment; this duration decreased toward spring. When feeding larvae on a stained food, normal functioning of their digestive tract could be shown.

The author regards development of Simuliid-larvae in winter as a feature characteristic to them.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ РОТОВОГО АППАРАТА ГУСЕНИЦ НЕКОТОРЫХ БАБОЧЕК

А. А. МАХОТИН и Э. Д. ДАВЫДОВА

Лаборатория морфологии беспозвоночных Института морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

Ротовому аппарату гусениц бабочек посвящено довольно большое количество исследований, но, несмотря на это, многие вопросы морфологии и в особенности функции отдельных частей этого аппарата остаются спорными и неясными.

Ротовой аппарат гусениц, с одной стороны, специализирован, а с другой,— в нем отсутствуют многие особенности, характерные для жующего ротового аппарата взрослых насекомых и многих нимф. В связи с этим мы предприняли исследование гусениц и куколок четырех видов чешуекрылых.

Основным объектом исследования служили гусеницы китайского дубового шелкопряда, которые благодаря большой величине удобны для наблюдений над функциями ротовых частей и для операций. Однако в связи с тем, что китайскому дубовому шелкопряду свойственна длительная куколочная диапауза, были изучены также куколки непарного шелкопряда. Кроме того, некоторые опыты и наблюдения, особенно касающиеся моментов превращения гусеничного ротового аппарата в имагинальный, были проведены на гусеницах павлиньего глаза и крапивницы последнего возраста, бабочки которых имеют функционирующий — нередуцированный ротовой аппарат.

Сводки литературы по морфологическому значению элементов жующего ротового аппарата, в частности гусениц, даны в учебниках Б. Н. Шванвича (1949), Вебера (H. Weber, 1933, 1952), Снодграсса (R. E. Snodgrass, 1935) и некоторых других. Более старые исследования приведены в руководствах Д. Шарпа (1910) и Н. А. Холодковского (1927). Данных по функциональному значению элементов ротового аппарата гусениц в литературе очень мало. Они ограничиваются работами Иордана (H. Iordan, 1911), Иордана и Гирша (H. Iordan und C. Hirsch, 1927) и главой в известной книге Э. Ф. Пояркова (1929), посвященной шелковичному червю. По сравнению со статьей Иордана (1911), оба последних источника нового почти ничего не дают. В связи со сказанным, обзора литературы мы здесь не приводим, а отметим лишь отдельные исследования при обсуждении вопросов, так или иначе в них затронутых.

Подробного описания наших экспериментов мы также не даем. Техника их выполнения близка к описанной Боденштейном (D. Bodenstein, 1933). Все опыты проводились с большой кратностью (от 10 до 60 и более) в связи с довольно большой смертностью подопытных животных.

ВЕРХНЯЯ ГУБА

Особенности анатомического строения. Верхняя губа растительноядных гусениц обычно разделена глубокой выемкой и образует две симметричные лопасти. У гусениц китайского дубового шелкопряда разных возрастов глубина и ширина вырезки различны (рис. 1). У гусениц младших возрастов ширина вырезки относительно больше, чем у старших. Это связано, возможно, с тем, что гусеницы всех возрастов кормятся листьями, толщина которых более или менее одинакова

и все они едят лист, беря его с края так, что край листа входит в вырез верхней губы.

Пластинка верхней губы слегка изогнута. Наружная (верхняя) ее поверхность несколько выпуклая, а внутренняя (нижняя) — вогнутая. Наружный слой кутикулы значительно толще внутреннего (рис. 2). Основную роль в движении верхней губы играет парная мышца (mus-

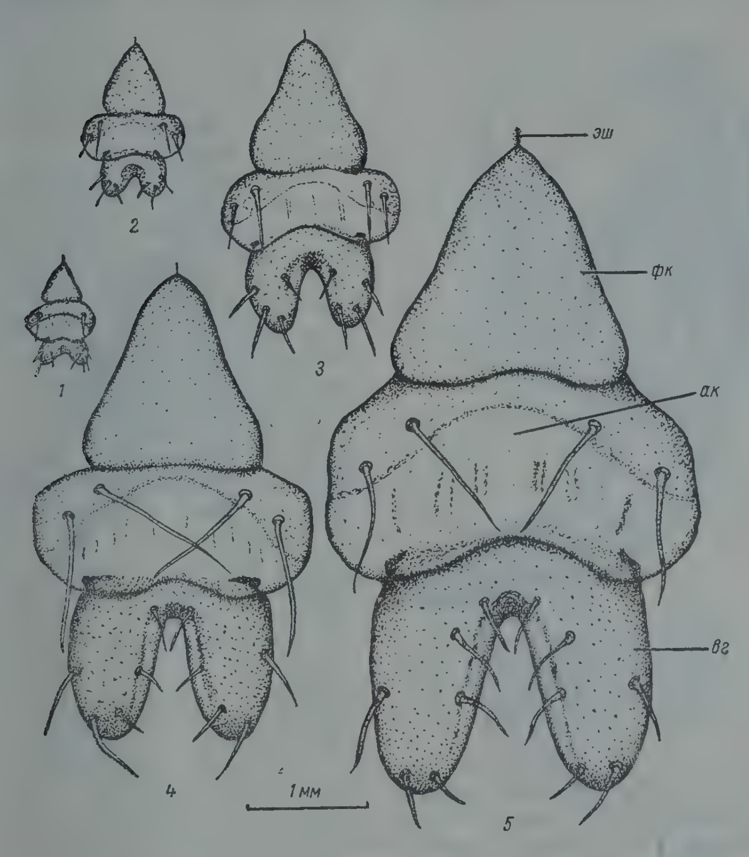


Рис. 1. Возрастные изменения верхней губы гусениц китайского дубового шелкопряда

1 — I возраста, *2* — II возраста, *3* — III возраста, *4* — IV возраста, *5* — V возраста: *вг* — верхняя губа, *ак* — основание верхней губы (антеклипеус), *фк* — фронтоклипеус, *эш* — эпистомальный шов

culus labralis lateralis), прикрепляющаяся одним концом к боковым частям основания верхней губы (tormae), а другим — к эндоскелетному гребню, который, по мнению Снодграсса (1928, 1935), является частью лба. Функция этих мышц — подтягивание верхней губы кверху.

По мнению Даса (G. M. Das, 1937), мышцы, характерные для некоторых насекомых с жующим ротовым аппаратом и служащие для поднимания верхней губы (m. labralis posterior), у гусениц отсутствуют. Кроме упомянутых выше боковых мышц верхней губы, Дас никаких других мышц в верхней губе не отмечает. Однако у гусениц изученных нами видов имеется еще одна слабо развитая парная мышца, прикрепляющаяся к эпифаринксу и к вершине треугольного склерита (рис. 3, *1*, *2*).

Хинтон (H. E. Hinton, 1947) и Шорт (I. R. T. Short, 1951) называют эту мышцу дорсальным цибариальным расширителем и, следовательно, не считают ее верхнегубной мышцей. Однако функционально она является без сомнения верхнегубной мышцей, так как при ее сокращении верхняя губа подтягивается кверху и, прижимаясь к краям ротовой полости, замыкает ее. Эту мышцу, основываясь главным образом на ее функции, а также учитывая места ее прикрепления, мы определяем как заднюю верхнегубную мышцу (m. labralis posterior). ДюПорт (E. M. DuPorte, 1956), основываясь на функции этой мышцы, также относит ее к группе лабральных мышц.

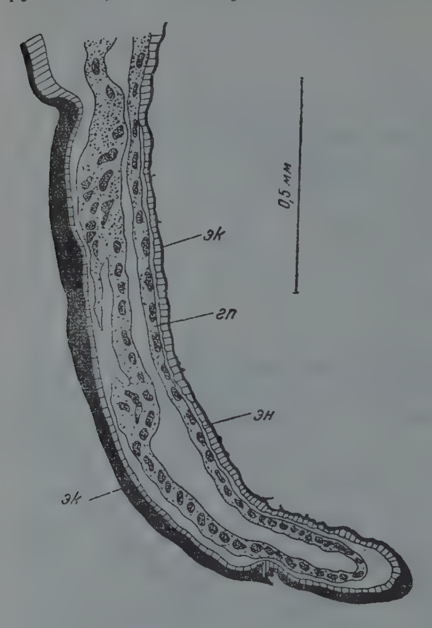


Рис. 2. Сагиттальный разрез через лопасть верхней губы китайского дубового шелкопряда V возраста

эк — экзокутикула, *эн* — эндокутикула, *гп* — гиподерма

Помимо этого, имеются еще мышцы, соединяющие внутреннюю и наружные стенки середины основания верхней губы на границе его с антеклипеусом (рис. 3, *3*). Функция их, по-видимому, заключается в приближении внутренней стенки основания верхней губы к наружной и, следовательно, они способствуют некоторому увеличению ротовой полости. Возможно, что она служит также для отгибания верхней губы вперед и вверх.

Метаморфоз верхней губы. Одним из наиболее интересных моментов в развитии ротового аппарата бабочек является превращение из жующего (гусеницы) в сильно специализированный сосущий (бабочки). Только куколочная стадия смогла обеспечить такую дивергентную и самостоятельную эволюцию гусеничной и имагинальной стадии развития. Установление связей и преемственности в развитии тех или других элементов ротового аппарата может серьезно помочь в выяснении далеко не всегда ясной морфологической природы этих элементов у имаго и у гусениц. Для установления преемственности в развитии имагинальных органов из органов личиночных имеет большое значение изучение стадии предкуколки (Федотов, 1945). Анатомируя предкуколок дубового шелкопряда и дневного павлиньего глаза, мы старались проследить судьбу тех или иных частей ротового аппарата гусениц до момента вылупления бабочки. В частности, нас интересовало происхождение пилифер. Пилиферы бабочек [общепринятый теперь термин, предложенный Келлогом (V. L. Kellog, 1895)] представляют собой парные небольшие выросты, расположенные по бокам хоботка. Старые авторы, например Кирбах (P. Kirbach, 1883), Берлезе (A. Berlese, 1909) и многие другие принимали их за рудименты мандибул. Однако уже Вальтер (A. Walter, 1885) показал на сравнительноанатомическом материале, что у примитивных чешуекрылых имеются и рудименты мандибул и пилиферы. На этом основании Н. Я. Кузнецов (1915) и большинство современных авторов, например, Вебер (1933), Снодграсс (1935) и др. считают, что пилиферы представляют собой боковые выросты верхней губы. У примитивных форм Micropteryx ammanella прямо на сильно раз-

витой пластинке верхней губы расположены небольшие боковые выросты, которые Снодграсс (1935) называет пилиферами. Вскрытия предкуколок дубового и куколок непарного шелкопрядов показали, что у ранней предкуколки верхняя губа будущей бабочки еще сохраняет форму гусеничной верхней губы и имеет хорошо выраженную выемку и лопасти. Во время последующего развития верхняя губа начинает

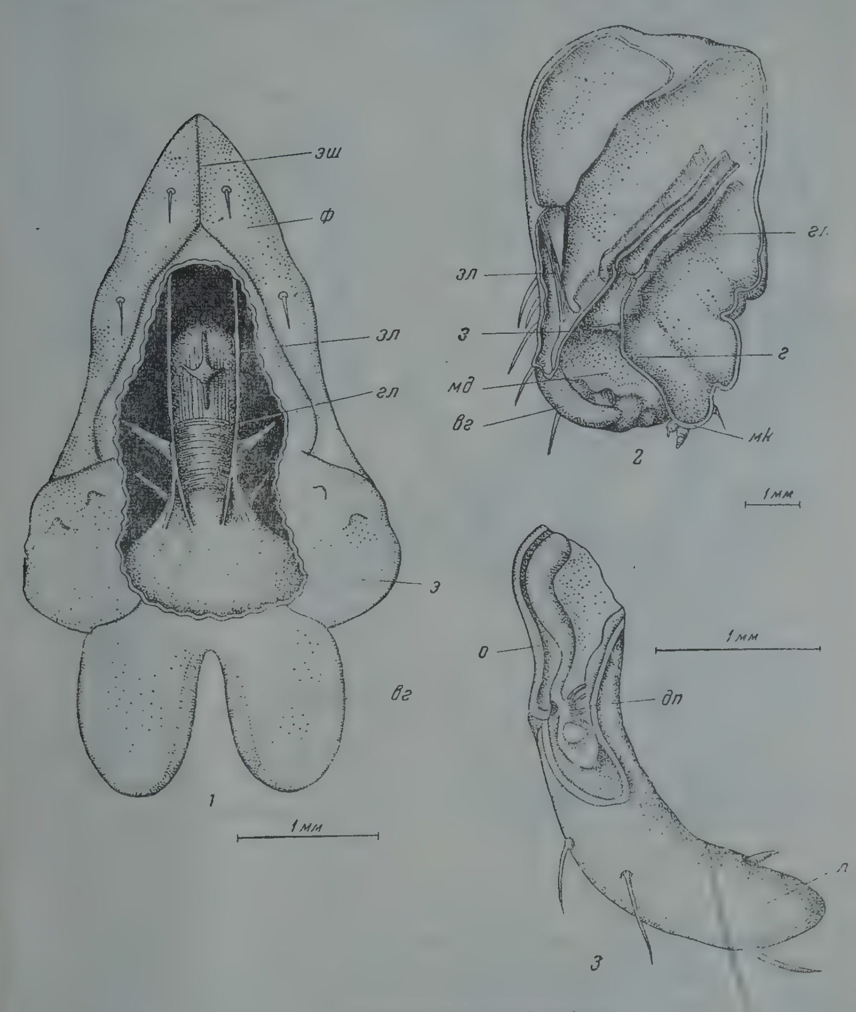


Рис. 3. Мышцы верхней губы

1 — вид сверху, *2* — сагиттальный разрез через середину головы гусеницы, *3* — сагиттальный разрез через середину основания верхней губы; *г* – гипофаринкс, *гл* – глотка, *дп* — мышца-депрессор, *зл* — заднелабральная мышца, *мд* — мандибула, *мк* — м ксилла, *л* — боковая лопасть верхней губы, *о* — основание верхней губы, *ф* — фронс *э* — эпифаринкс. Остальные обозначения те же, что и на предыдущих рисунках

уменьшаться, съеживаться и становится морщинистой, но следы ее двулопастного строения сохраняются почти до момента окукливания (рис. 4, *1—3*). При изучении последовательных стадий развития куколки непарного шелкопряда (в лабораторных условиях приблизительно на 3—4-й день) можно заметить возникновение из основания верхней губы пары небольших выступов (рис. 4, *4—5*), которые постепенно удлиняются и превращаются в пилиферы, при этом рудименты манди-

бул оказываются расположенными латерально от пилифер. Таким образом, наши исследования по развитию подтверждают сравнительноанатомические данные, говорящие о происхождении пилифер из верхней губы.

Морфологическое значение верхней губы. Высказывались предположения о происхождении верхней губы, как складки протоцефалона. Однако этому противоречит иннервация ее от тритоцеребрума. Недавно Бутт (F. H. Butt, 1957, 1960) опубликовал две статьи,

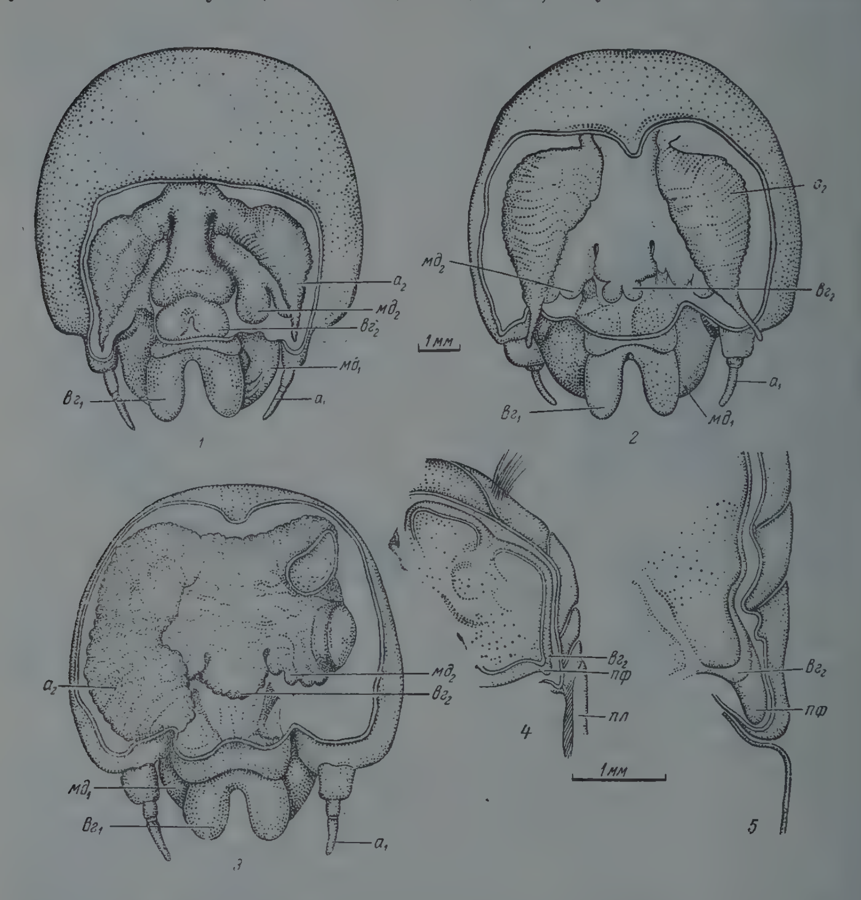


Рис. 4. Строение головы предкуколки китайского дубового шелкопряда 2-го (*1*), 3-го (*2*) и 4-го (*3*) дней развития. Сагиттальный разрез головы куколки непарного шелкопряда: *4* — ранняя куколка, *5* — более поздняя куколка

a_1 — антенны гусеницы, a_2 — антенны имаго, $вг_1$ — верхняя губа гусеницы, $вг_2$ — верхняя губа имаго, $мд_1$ — мандибула гусеницы, $мд_2$ — мандибула имаго, *пл* — лабиальные щупики имаго, *пф* — пилиферы

в которых приведены некоторые данные о происхождении верхней губы из конечностей интеркалярного сегмента. В подтверждение этого автор приводит эмбриологический материал по высшим насекомым, ракообразным и паукам. Однако непарная закладка верхней губы у многоножек (Chilopoda), некоторых низших насекомых (Thysanura) и пчелы не позволяет полагать, что верхняя губа произошла из конечностей и гомодинамна мандибулам и максиллам. Феррис (G. F. Ferris, 1942, 1953) на основании иннервации гомологизирует верхнюю губу насекомых с челюстями полихет и первым сегментом олигохет, но и эта гомологизация кажется нам мало убедительной.

Особенности анатомического строения мандибул. Мандибулы гусениц типичны для насекомых с жующим ротовым аппаратом. Они снабжены двумя антагонистическими мышцами. По рабочему краю мандибул расположены ряды зубцов. В процессе гусеничного развития мандибулы и в особенности их рабочая часть претерпевают изменения. У гусениц дубового шелкопряда I возраста на жевательном крае мандибул имеются четыре довольно сильно склеротизированных зубца или, вернее, лопасти. С внутренней стороны каждой лопасти проходит гребень, продолжающийся на основную часть мандибулы. У гусениц II возраста рабочий край манбидулы склеротизирован сильнее, зубцы становятся более притупленными. На внутренней стороне мандибул, на гребнях, служащих как бы продолжением зубцов 1-го ряда, появляются зубцы 2-го ряда. Таким образом, каждый зубец 1-го ряда соединен с соответствующим зубцом 2-го ряда — гребнем или валиком. Между соседними зубцами 2-го ряда расположены довольно глубокие впадины. С наружной стороны мандибулы, вблизи ее режущего края, возникает еще один ряд зубцов, по величине уступающих зубцам 1-го ряда и располагающихся в промежутках между его зубцами. По мере роста гусениц зубцы всех трех рядов становятся все более мощными и в V (последнем) возрасте у некоторых экземпляров гусениц наблюдается слияние зубцов 1-го ряда с зубцами, возникшими на внутренней поверхности мандибулы.

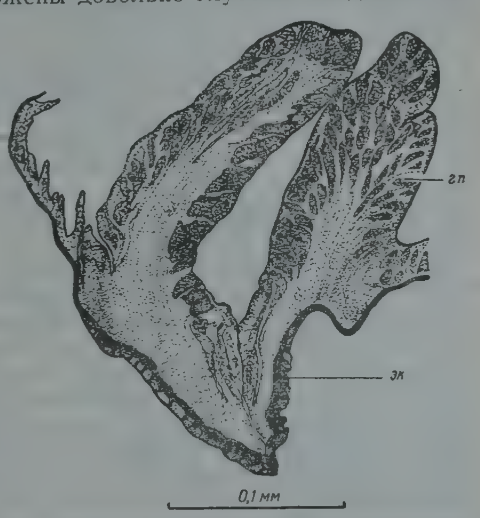


Рис. 5. Сагиттальный разрез через мандибулу гусеницы китайского дубового шелкопряда
гп — гиподерма, *эк* — экзокутикула

Мандибулы гусениц изнутри выстланы гиподермой, клетки которой входят в концы зубцов (рис. 5) и, образуя выросты, выдаются в полость мандибулы. Кроме того, эта гиподерма отличается от обычной большой величиной ядер, часто лопастных и богатых хроматином. Возможно, что такое строение гиподермы мандибул гусениц связано с тем, что именно мандибулы имеют особенно мощный склеротизованный слой, образование которого требует сильного развития продуцирующей его гиподермы. Сходного строения гиподермальные выросты имеются в мандибулах личинок пилильщиков. У личинок мучного хрущака, а также у сверчков в полости мандибул таких гиподермальных выростов нет.

В состоянии покоя у гусениц дубового шелкопряда и павлиньего глаза мандибула одной стороны несколько налегает на мандибулу другой стороны таким образом, что зубцы одной из них входят в выемку между зубцами другой. Снодграсс (1928) отмечает, что у гусениц правая мандибула всегда лежит поверх левой. У гусениц исследованных нами видов такой строгой закономерности в положении мандибул не наблюдалось и часто имело место обратное соотношение, т. е. левая мандибула лежала поверх правой. У гусениц непарного шелкопряда мандибулы лишь смыкаются жевательными краями, не заходя одна за другую. Если мандибулы у дубового шелкопряда смыкаются подобно ножницам, то мандибулы непарного шелкопряда можно сравнить с кусачками или клещами.

Метаморфоз мандибул. У ранней предкуколки мандибулы еще хорошо заметны (рис. 4, *1—3*). Они представляют собой округлой формы выступы, входящие в гусеничную мандибулу. При дальнейшем развитии они постепенно сжимаются и у изученных нами форм (у куколки, а в дальнейшем и у бабочки) превращаются в едва заметные возвышения, расположенные латерально от пилифер.

Морфологическое значение и происхождение мандибул. Как справедливо отмечают Снодграсс (1935) и Шванвич (1949), простое строение мандибул вторично. Эти авторы сравнивают мандибулы насекомых, многоножек и ракообразных. У некоторых ракообразных мандибулы имеют мандибулярный щупик или пальпус, которого нет в мандибулах трахеат. У некоторых многоножек имеются два основных членика, которым авторы приписывают значение кардо и стипеса, причем, по их мнению, сами мандибулы (их рабочая часть) занимают место лацинии. Считая, что мандибулы трахеат и ракообразных развивались по одному типу, указанные авторы приходят к выводу, что в мандибуле мандибулят можно найти все элементы максиллы, за исключением галеи.

Придерживаясь взгляда о независимом происхождении ракообразных и трахеат, мы считаем, что мандибулы ракообразных и трахеат эволюировали различно. Вероятно, конечности передних сегментов тела начали функционировать в качестве ротовых придатков довольно поздно, когда все основные элементы конечности (телоподит, коксит, субкоксальные склериты) уже сформировались. Это позволяет сравнивать элементы частей ротового аппарата с элементами ходильной конечности, что авторы обычно и делают.

Видимо, пальпус и мандибул и максилл ракообразных соответствует экзоподиту. Пальпус максилл и нижней губы трахеат соответствует телоподиту. Таким образом, пальпусы ракообразных и трахеат вряд ли гомологичны. Монолитная структура мандибул насекомых затрудняет гомологизацию ее с той или иной частью конечности, но обычно авторы считают ее кокситом. Сравнительно анатомический ряд мандибул трахеат, начиная от хилопод и диплопод до высших современных насекомых, показывает постепенное превращение расчлененной конечности в одночленистую специализированную мандибулу. У многоножек (костянка и некоторые диплоподы) можно различить базальные элементы мандибулы, видимо, соответствующие кардо и стипесу максилл, а также дистальную часть, усаженную жевательными зубцами. Вероятно, эта дистальная часть является концевой частью телоподита. Первичное сочленение мандибулы с головной капсулой в области коксита для работы жвал оказалось недостаточным. В связи с этим на латеральной поверхности мандибулы, ближе к ее дистальному концу, развился сочленовный бугорок, хорошо заметный у литобиуса, служащий опорой мандибул и ошибочно принятый Зографом (1880) за рудимент мандибулярного щупика. Этот сочленовный бугорок сохраняется в мандибуле всех трахеат с жующим ротовым аппаратом. Дальнейшая эволюция мандибулы шла по пути редукции ее базальных элементов и объединения в одно мощное целое дистальной ее части до сочленовного бугорка. Таким образом, морфологически мандибула гомодинамна не жевательным выростам максиллы, а телоподиту, т. е. пальпусу.

У некоторых термитов (Mastotermes darvinensis) в основании мандибулы имеется маленький склерит, названный Крамптоном (I. C. Crampton, 1921) базимандибулой. Комсток и Кохи (I. H. Comstock and G. C. Kochi, 1902) называют этот склерит трохантином и считают, что он гомодинамен субкоксе ножки. Крамптон же отрицает эту гомологию и предполагает, что это — новообразование, возникшее в мембране, расположенной между мандибулой и головной капсулой. Эволюция мандибулы шла, вероятно, за счет редукции базальной части последней, т. е. гомологов стипеса и кардо. Термиты, как писал А. В. Мартынов (1937),— чрезвычайно примитивная группа и у них легко могло сохраниться состояние мандибул, промежуточное между многоножками и насеко-

мыми. Таким образом, мысль Комстока и Кохи имеет серьезные основания, и, может быть, только не следует определенно указывать на трохантин, а более осторожно говорить о базальных элементах конечности. Эволюция I и II пар ротовых придатков трахеат от ходильной ножки до специализированных органов ротового аппарата протекала у трахеат, видимо, по-разному.

Вероятно, первые ходильные конечности в определенный момент эволюции начали служить для захвата добычи и приближения ее к ротовому отверстию. Эту функцию в основном должны были выполнять дистальные элементы — тарзус, снабженный крючочками, щетинками или папиллами. Эти же элементы служили для частичного размельчения пищи. Базальные элементы конечности не принимали участия в раздроблении пищи, так как они были расположены слишком близко к ротовому отверстию или даже по бокам его. Дальнейшая эволюция мандибул одновременно с перемещением их вперед, в результате чего они заняли место перед ротовым отверстием, шла по линии укорочения базальных элементов. Дистальные элементы слились в единый мощный элемент, наиболее удобный для откусывания и размельчения пищи (рис. 7, *А*). Таким образом, мандибулы имеют сложное происхождение и рабочая часть их соответствует дистальным элементам телоподита.

Об эволюции II пары конечностей будет сказано в разделе, посвященном морфологическому значению максилл.

МАКСИЛЛЫ

Особенности анатомического строения и метаморфоз максиллы гусениц. У гусениц максиллы, срастаясь с нижней губой, образуют с нею единый сложный комплекс и несут черты примитивности и редукции. Максиллы, кроме кардо и стипеса, имеют маленький максиллярный щупик и медиально от него расположенную лопасть.

Некоторые авторы, например, Келлог (V. L. Kellog, 1895) и др., приписывают значение лацинии. Другие авторы, например, Н. Я. Кузнецов (1915), принимают это образование за слившиеся галею и лацинию; при этом имеющиеся на нем тактильные палочки, по мнению Н. Я. Кузнецова (1915), являются производными галеи, а щетинки — лацинии. Сходную же мысль высказал Бельтон (С. Belton, 1934) для личинок ручейников. Однако Дас (1937), возражая Бельтону, пишет, что внутренние лопасти максилл личинок ручейников никаких следов слияния не несут, в то время как у личинок панорп и верблюдок, у которых также имеется только одна лопасть в максилле, он обнаружил черты строения, свидетельствующие о происхождении этих лопастей из слившихся лацинии и галеи. У гусениц примитивных молей (семейство Micropterygidae, род Sabatinca), по исследованиям Тилльярда (R. J. Tillyard, 1922), имеются хорошо развитый сегментированный пальпус, заостренная галея и широкая, округлая лациния. Крамптон (1921) предположил, что медиальная лопасть максиллы у гусениц — галея. Но, по его мнению, галея вообще является производным пальпифера, который он принимает за особый пальпальный сегмент максиллы. Снодграсс (1928) утверждает, что все образование, расположенное дистально от стипеса, есть лациния и что максиллярный щупик у гусениц чешуекрылых редуцирован. Позже (1935) он называет все это образование «максиллярной лопастью» и гомологии ее не устанавливает. Дас (1937) считает, что у гусениц и галея и лациния редуцированы, а внутренняя лопасть развилась вторично как вырост пальпального сегмента. Это мнение он строит на основании отсутствия во внутренней лопасти гусениц какой-либо мускулатуры. Основываясь на тщательном изучении мускулатуры у разных форм, Дас утверждает, что лацинию всегда можно узнать по краниальному ее сгибателю и эта мышца сохраняется даже тогда, когда сама лациния редуцируется (например, у личинок водолюба). Наличие в дистальном выросте максиллы трех мышц, характерных для максиллярного пальпуса, позволило ему считать этот вырост за щупик. Исса (I. E. E. Eassa, 1953) на основании изучения развития имагинальных закладок в голове гусениц капустной белянки (Pieriss brassicae L.) пришел к выводу, что у гусениц имеются максиллярный щупик и галея.

Для выяснения этого вопроса была произведена серия экспериментов. На стадии предкуколки дневного павлиньего глаза и крапивницы мы обрезали дистальную часть максиллы на уровне стипеса (рис. 6, *З*). Операции подвергались максилла только одной стороны, другую остав-

ляли для контроля. У части гусениц, подвергшихся операции (примерно 10% от общего числа оперированных) и перелинявших затем на куколку, на последней отсутствовал соответствующий чехлик хоботка, а у вышедшихся из таких куколок бабочек недоставало половины хоботка и максиллярного щупика (см. рис. 6, *5*). У части бабочек соответствующая половина хоботка была значительно укорочена по сравнению с нормальной. Степень повреждения хоботка зависит от момента проведения операции. На стадии ранней предкуколки зачатки имагинальных хобот-

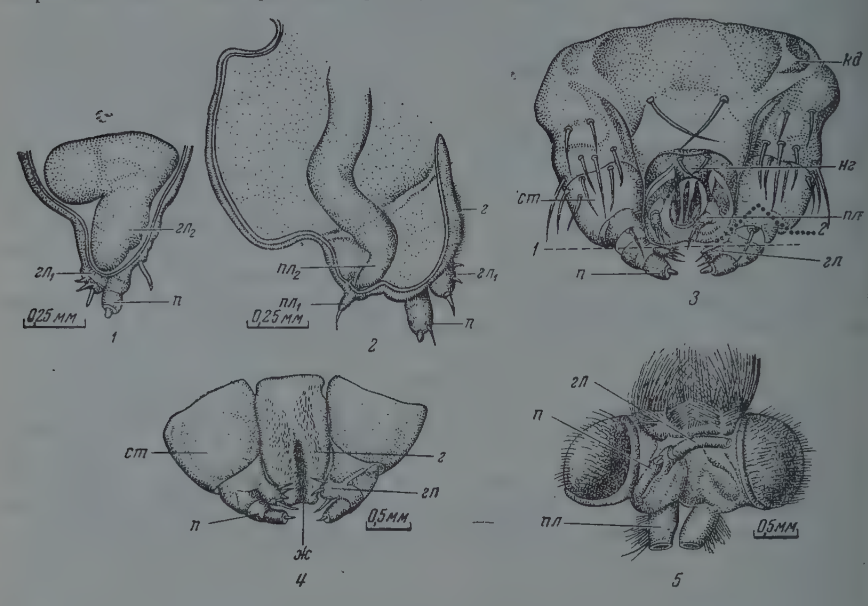


Рис. 6. *1* — максилла гусеницы дневного павлиньего глаза на стадии предкуколки (правая сторона); *2* — максилла и нижняя губа гусеницы дубового шелкопряда (левая сторона); *3* — лабио-максиллярный комплекс гусеницы дубового шелкопряда; *4* — то же, вид со стороны ротовой полости; *5* — голова бабочки-крапивницы (на стадии предкуколки была удалена дистальная часть левой максиллы), дистальные части правой половинки хоботка и нижнегубные щупики не дорисованы

ж — желобок гипофаринкса, *кд* — кардо, *нг* — нижняя губа, $пл_1$ — лабиальный щупик гусеницы, $пл_2$ — лабиальный щупик имаго, *ст* — стипес; пунктиром обозначен уровень, на котором отрезалась дистальная часть максиллы для выяснения ее функционального значения, точками обозначен уровень, на котором отрезалась дистальная часть максиллы для уточнения ее гомологии; остальные обозначения те же, что на предыдущих рисунках

ка и щупика могут быть полностью удалены вместе с придатками гусеницы. На более поздних стадиях, когда начинается подготовка к линьке на куколку, при операции повреждается лишь дистальная часть хоботка. Это объясняется тем, что в процессе развития предкуколки зачатки имагинальных органов передвигаются к местам, на которых эти органы располагаются у взрослых форм. Особенно хорошо этот процесс заметен на антеннах, которые у гусениц лежат у основания мандибул, а у взрослой бабочки сдвигаются кверху и располагаются в верхней части головы между сложными глазами. На стадии предкуколки закладка имагинальной антенны только своим концом входит в основание гусеничной антенны (см. рис. 4, *1*). Сходные же перемещения претерпевают зачатки хоботка и имагинального максиллярного щупика. Исса (1953) на серии гистологических срезов также показал, что закладки имагинальных органов постепенно сдвигаются к местам их расположения у имаго. Кроме того, судя по нашим исследованиям предкуколки, закладка лопасти хоботка имаго входит своим дистальным концом в указанную лопасть

максиллы гусеницы (см. рис. 6, *1*). В работах ряда авторов (Weber, 1933; Eidmann, 1941; Шванвич, 1949 и др.) даны сравнительноанатомические ряды постепенного образования хоботка от микроптеригид до высших бабочек. Авторы на этих рядах стремятся показать, что хоботок образован сильно удлиненной галеей, а лациния постепенно редуцируется и исчезает. Максиллярный щупик у высших бабочек становится

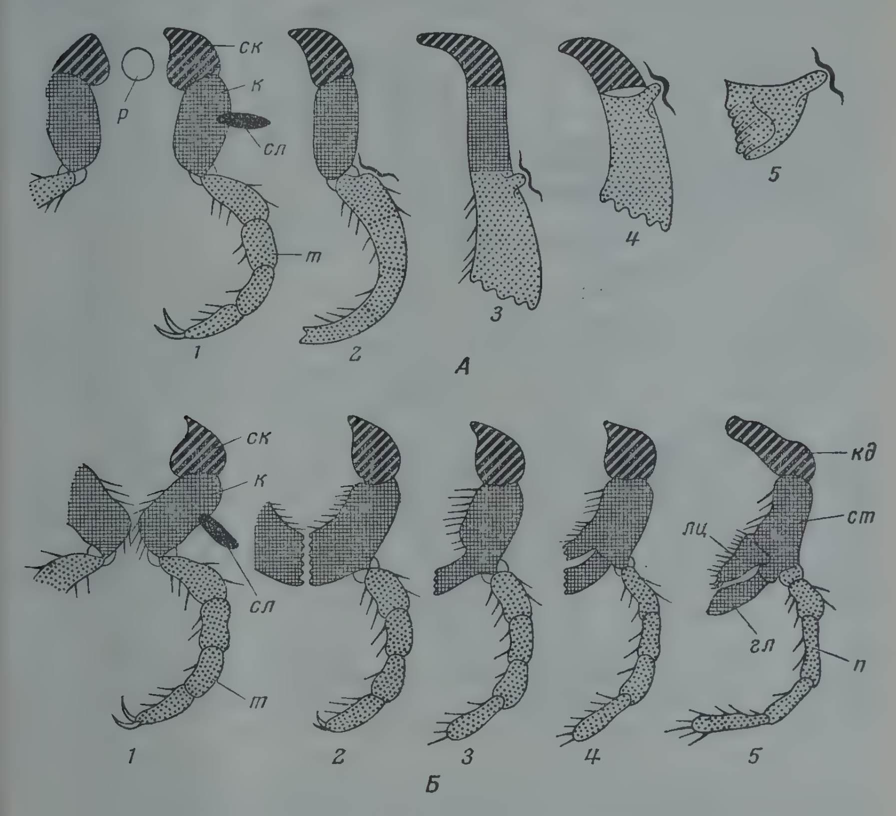


Рис. 7. Схема происхождения мандибул (*А*) и максилл (*Б*)
р — рот, *ск* — субкокса, *к* — коксит, *лц* — лациния, *сл* — стилос, *т* — телоподит

очень маленьким и одночленистым. Если соглашаться с указанными авторами, то на основании наших наблюдений о связи хоботка бабочки с внутренней лопастью максиллы гусениц, последнюю нужно признать за галею. Участвует ли в образовании этой лопасти лациния,— пока сказать нельзя.

Морфологическое значение и происхождение максилл. Существуют две гипотезы морфологии максилл. Одна гипотеза (Börner, 1921; Handlirsch, 1928) выводит строение максилл из двуветвистой конечности (Гандлирш — из конечности трилобитов, Бернер — из конечности ракообразных). Гандлирш считал пальпус за экзоподит, галею — за эндоподит; Бернер же предполагал, что экзоподит редуцировался, пальпус произошел из эндоподита, который, по его мнению, гомологичен телоподиту трахеат. Снодграсс (1928, 1935) высказал мысль, что конечность трахеат вообще одноветвиста и выводить ее из двуветвистой конечности не следует. Эта же мысль ранее (1925) была высказана Беккером. Снодграсс считает, что при превращении ходильной конечности в максиллу субкоксальные склериты дали начало кардо, коксит образовал стипес, телоподит — максиллярный щупик. Лациния и галея по его схеме оказываются выростами коксита. Гипотеза Снодграсса в общих чертах согласуется с высказываниями ряда авторов (Беккер, Федотов, Махотин) о происхождении трахеат независимо от ракообразных и трилобитов. Кроме того, эта мысль подтверждается сравнительноанатоми-

ческим рядом, поясняющим возможный путь происхождения и отчленения лацинии и галеи, а также образование максиллярного щупика. В этот ряд могут быть включены, кроме нормальной ходильной ножки, максиллы I пары костянки, сколопендры, максиллы махилиса. Уже у многоножек, например, у Scutigerella immaculata (Symphyla) (Снодграсс, 1953), имеется подразделение внутренней лопасти максиллы на галею и лацинию.

Образование максилл из ходильной ножки можно представить себе следующим образом. Конечности, превратившиеся в максиллы, приняв участие в акте питания, выполняли разные функции. Основания этих конечностей, расположенные позади рта и близко от средней линии тела, терлись друг о друга и таким образом принимали участие в размельчении пищи. В результате на кокситах с внутренней их стороны образовались выросты, утолщения и зубцы, которые, отчленившись, превратились в лацинию и галею. Телоподиты же этих конечностей служили для ощупывания и удерживания пищи. Эти телоподиты превратились в максиллярные щупики (см. рис. 7, *Б*).

НИЖНЯЯ ГУБА И ГИПОФАРИНКС

Особенности анатомического строения нижней губы и гипофаринкса. Как было отмечено, максиллы и нижняя губа гусениц, срастаясь, образуют единый лабио-максиллярный комплекс. Срединную часть этого комплекса занимают элементы нижней губы, подвергшиеся значительной редукции, а может быть, недоразвитые и видоизмененные.

Ранее, проводя гомодинамию между максиллами и нижней губой, обычно различали в нижней губе следующие части: менту — дистальная часть, соответствующая стипесам, и субментум — проксимальная часть, соответствующая кардо (например, Кузнецов). В настоящее время большинство исследователей придерживается терминологии, предложенной Снодграссом, который дистальную часть нижней губы называет прементумом, а базальную часть — постментумом. Постментум, в свою очередь, иногда подразделяется на ментум и субментум. При этом прементум соответствует стипесу, а относительно морфологического значения постментума существуют различные мнения. Снодграсс (1935) считает, что весь постментум соответствует обоим кардо, слившимся со стернитом лабиального сегмента, причем лабиальный стернит образует медиальную часть постментума, а боковые части соответствуют кардо. Такое подразделение хорошо видно, например, на нижней губе махилиса. По мнению Б. Н. Шванвича, принимающего терминологию Снодграсса, единый неразделенный постментум является более примитивным, так как встречается у таких групп, как аптериготы, термиты и некоторые сетчатокрылые. В качестве доказательства того, что ментум является вторично отчленившимся склеритом, Б. Н. Шванвич считает отсутствие прикрепляющихся к нему мышц. В противоположность Снодграссу, Дас (1937) придерживается взгляда, что ментум представляет собой слившиеся кардо, а субментум является производным стернальной пластинки. Исходя из этого, он рассматривает неразделенный постментум как образование вторичное, возникающее в результате объединения гомологов кардо и стернальной пластинки. Гомодинамия, проводимая между максиллой и лабиумом, кажется вполне убедительной. Возможно, что эту гомодинамию можно проводить и при рассмотрении отдельных склеритов. В таком случае двучленистый кардо ряда насекомых, например, черного таракана, можно было бы сравнить с обеими частями постментума нижней губы. При этом участие стернальной пластинки в образовании субментума не мешает проведению указанного сравнения. Однако для окончательного утверждения этого сравнения необходимо провести добавочные исследования, в частности, мускулатуры сравниваемых элементов.

Дистальная часть прементума несет два маленьких придатка, которые Снодграсс (1935) называет «папиллами» и считает, что настоящих лабиальных щупиков у гусениц нет. Наши наблюдения над развитием предкуколки показывают, что зачатки лабиальных щупиков бабочки входят своими концами в эти образования (см. рис. 6, *2*) гусениц. Исса (1953) показал, что, хотя имагинальная закладка нижнегубных щупиков появляется у гусениц только в V возрасте, однако связь между ними и гусеничными папиллами несомненна. Таким образом, эти «папиллы» гусениц должны быть признаны за настоящие лабиальные щупики.

Кроме этих придатков, на прементуме расположен непарный прядильный сосочек. Основываясь на его положении, Н. Я. Кузнецов (1915),

а за ним Б. Н. Шванвич (1949) гомологизируют его с глоссами и параглоссами. Н. Я. Кузнецов считает, что шелкоотделительный сосочек образован сросшимися лопастями нижней губы, причем наружные лопасти образуют его верхнюю стенку, а внутренние — нижнюю. Некоторые более ранние авторы считают шелковыделительный сосочек гомологом гипофаринкса (Packard, 1898; Шарп, 1910). Однако хорошо обособленный гипофаринкс у гусениц ясно выражен. Он представляет собой сильное вздутие внутренней поверхности нижней губы, усаженное щетинками, направленными свободными концами к глотке, в сторону которой количество щетинок уменьшается (рис. 6, *4*). Эти щетинки, видимо, не мешают нормальному продвижению пищевых кусочков и препятствуют их обратному движению из глотки наружу. Гипофаринкс имеет мышцы и подвижен. Его роль сводится к проталкиванию пищи в глотку.

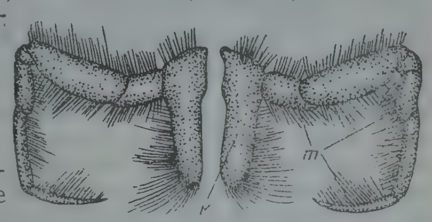


Рис. 8. Переднегрудные ножки нимфы поденки Amethropus, несущие функцию ротовых придатков.

Морфологическое значение и происхождение нижней губы. По-видимому, эволюцию, подобную той, которая имела место при преобразовании конечностей в максиллу, претерпела и следующая пара конечностей, давшая в итоге нижнюю губу. В этом случае, однако, процесс пошел дальше и базальные элементы обеих конечностей слились в одно целое, образовав непарные элементы нижней губы. Изменения, сходные с вероятным началом образования максилл и нижней губы, можно наблюдать у нимф некоторых поденок (Махотин, 1940) при превращении первой пары ходильных ножек в ротовые органы. У этих нимф (род Amethropus, рис. 8; Beningia и другие по работам О. А. Черновой) передние ножки изменяют свою функцию и становятся органами, поддерживающими и захватывающими пищу. При этом различные формы имеют передние ножки, находящиеся на различных степенях перехода от локомоторных к ротовым органам. Базальные членики этих ножек сильно развиваются и принимают форму стипеса, тогда как дистальные членики превращаются в аналога и в то же время гомодинамы щупикам.

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ РОТОВЫХ ОРГАНОВ ГУСЕНИЦ В АКТЕ ПИТАНИЯ

Наблюдений за работой ротового аппарата гусениц почти не проводилось. Исключением служит работа Иордана (1911), описавшего акт питания гусениц тутового шелкопряда. Он пытается показать, что мандибулы не отгрызают, а открывают кусочек листа, зажатый между ними. В этом, по мнению автора, им помогают верхняя и нижняя губы. Когда край листа зажат мандибулами, то верхняя и нижняя губы сильно выдвигаются вперед и зажатый кусок отрывается от листовой пластинки. Несколько позже (1927) Иордан вместе с Гиршем повторяет эту мысль и иллюстрирует ее новыми рисунками. Систематизируя способы приема пищи разными животными, эти авторы объединили гусениц тутового шелкопряда в одну группу с хищными птицами, жвачными и костянкой в подотдел своего пятого типа «Скребущих» форм (Die Krätzer). Э. Ф. Поярков (1929) использовал соображения Иордана, привел его рисунки и несколько дополнил описание акта поедания листа гусеницами. По нашим наблюдениям, функциональное значение частей ротового аппарата гусениц китайского дубового шелкопряда иное.

Для пояснения дадим вначале краткое описание акта питания гусениц китайского дубового шелкопряда.

Перед началом питания гусеница вползает на край листа у его основания и плотно охватывает черешок подталкивателями и брюшными ножками. Некоторое время гусеница обследует поверхность листа щетинками антенн, максиллярных выростов и щетинками верхней губы, которая при этом выдвигается вперед. Затем она закрепляется на листо-

вой пластинке, втыкая коготки грудных ножек в мякоть листа с обеих сторон, при этом край листа попадает в вырезку на верхней губе. Щупики нижней челюсти все время находятся в соприкосновении с поверхностью листа. Гусеница всегда начинает поедать лист на уровне головы и постепенно, по мере выгрызания листовой пластинки, наклоняет голову к грудным ножкам, выедая небольшую выемку и углубляя ее до центральной жилки. По мере поедания листа она продвигается к его верхушке.

Надо отметить, что у гусениц различных возрастов имеются различия в характере поедания листьев. Гусеницы первых двух возрастов поедают листовую пластинку, оставляя второстепенные жилки. Гусеницы I возраста, как правило, прогрызают листовую пластинку по всей ее поверхности, в то время как гусеницы старших возрастов поедают лист, начиная всегда с края. Гусеницами V возраста лист обычно съедается полностью, за исключением его центральной жилки и верхушечной части. Также начиная с края, поедают листья крапивы гусеницы последнего возраста дневного павлиньего глаза, в то время как гусеницы непарного шелкопряда поедают листья беспорядочно. Возможно, что способ погрыза листовой пластинки определяется характером смыкания краев мандибул, о котором было сказано выше. Наши наблюдения за питанием гусениц, у которых верхняя губа была обрезана у ее основания, показали, что при этом процесс поедания листа, хотя и замедляется, но не прекращается. Не прекращается питание также и в том случае, когда удаляются максиллярные выросты. Если согласиться с Йорданом, что верхняя губа и максиллы отпихивают лист, зажатый мандибулами, и отрывают таким образом кусочек листа, то при обрезании их (верхней губы и максилл) процесс питания стал бы невозможен. Следовательно, результаты нашего изучения дубового шелкопряда не согласуются с трактовкой роли отдельных частей ротового аппарата гусениц в акте питания, предложенной Йорданом для тутового шелкопряда.

Ниже мы приводим более подробные данные, касающиеся участия в акте питания отдельных элементов ротового аппарата гусениц китайского дубового шелкопряда. Некоторые из них были получены при помощи визуальных наблюдений, а другие — на основании довольно простых экспериментов.

Для выяснения функционального значения верхней губы у гусениц китайского дубового шелкопряда V возраста мы отрезали губу у ее основания. Через несколько часов после операции гусеница начинала снова кормиться, но процесс этот сильно замедлялся. Лист часто выскальзывал изо рта и отгрызанные кусочки его вываливались наружу. Таким образом, верхняя губа гусениц с ее глубокой срединной вырезкой служит для фиксации листовой пластинки в положении, удобном для мандибул (см. ниже), закрывает ротовую полость спереди и тем препятствует выпадению пищи из полости рта. Кроме того, неся на поверхности многочисленные чувствительные щетинки, верхняя губа, по-видимому, играет роль при отыскании корма и помогает гусенице ориентироваться на краю листа.

Наблюдения за поведением гусениц в момент их питания показывают, что дистальные выросты максиллы играют большую роль в ориентировке гусениц на листе. Как отмечалось ранее, гусеница ощупывает поверхность листа щетинками верхней губы, антеннами и дистальными лопастями максилл. Антенны в этом процессе играют, по-видимому, второстепенную роль, так как при удалении их гусеница вскоре после операции полностью оправляется и без видимых затруднений занимает нужное для еды положение. Мы также отрезали у питающихся гусениц дистальные лопасти обеих максилл (см. рис. 6, *3*). Гусеницы длительное время не кормились, но затем все же приступали к еде. При этом было замечено, даже спустя несколько дней после операции, что процесс питания

был сильно замедлен и гусеницы с трудом находили необходимое для еды положение. Создавалось впечатление, что гусеницы испытывали затруднение при нахождении края листа. Видимо, дистальные лопасти максилл играют важную роль при ориентировке гусеницы на краю листа в момент акта питания.

Как было отмечено, срединную часть нижней губы занимает шелкоотделительный сосочек. Лабиальные щупики гусениц очень малы, и осязательная функция нижней губы, по-видимому, незначительна. Нижняя губа вместе с гипофаринксом поддерживает листовую пластинку снизу. Лист, входящий сверху в выемку на верхней губе, снизу входит в углубление лабио-максиллярного комплекса. Такое положение листа обеспечивает нормальную работу мандибул. Гипофаринкс на верхне-передней поверхности имеет желобок. Таким образом, лабио-максиллярный комплекс как бы повторяет строение верхней губы, причем максиллы функционально соответствуют лопастям верхней губы, а лабиум с гипофаринксом — ее медиальной части.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог изложенным выше материалам, мы должны отметить, что ротовой аппарат гусениц, построенный по типу жующего ротового аппарата, т. е. по наиболее примитивному и, вероятно, первичному, несет черты недоразвитости. Весьма возможно, что эта недоразвитость является отражением эмбриональности, что согласуется с теорией полного метаморфоза, предложенной Берлезе (1925) и И. И. Ежиковым (1929). Однако в результате «самостоятельной эволюции» личиночной и имагинальной стадий на этом «эмбриональном» фоне у гусениц развились черты специализации, не встречающиеся у других насекомых. Имагинальная организация формируется главным образом на стадии куколки, но уже начиная с гусеничной стадии, базальные элементы имагинальных частей ротового аппарата сдвигаются на места, занимаемые ими у имаго, а дистальные концы этих частей остаются связанными с соответствующими органами гусениц, что позволяет установить гомологию имагинальных и гусеничных органов.

По мере роста гусеницы от одного возраста к другому, помимо увеличения размеров, происходит изменение строения ротового аппарата. Например, постепенное усложнение рабочей поверхности мандибул, изменение соотношения лопастей и выемки верхней губы и т. д.

У гусениц обследованных нами видов верхняя губа имеет три группы мышц (большинство предшествующих авторов описывало лишь одну пару мышц).

Максиллы и нижняя губа у гусениц образуют единый, так называемый лабио-максиллярный комплекс, функционирующий как одно целое. В результате произведенных экспериментов и изучения стадий предкуколки уточнено морфологическое значение некоторых частей ротового аппарата: максиллы гусениц имеют максиллярный щупик и медиальную лопасть, являющуюся галеей. Маленькие придатки нижней губы — настоящие лабиальные щупики, а не новообразования, как предполагает ряд авторов.

В противоположность большинству авторов, мы считаем, что эволюция мандибул и максилл протекала различно. Мандибула насекомых образовалась из члеников телоподита, а базальные элементы конечности до вторичного сочленовного бугорка редуцировались. Развитие максиллы и нижней губы в филогенезе протекало сходно. Телоподит дал начало щупику, коксит образовал стипес нижней челюсти и прементум нижней губы. Субкоксальный склерит превратился в кардо нижней челюсти и боковые части постментума, срединная часть которого, вероятно, образована лабиальным стернитом. Подразделение постментума на ментум

и субментум соответствует двум элементам кардо, нередко встречающимся у насекомых.

В результате наблюдений и экспериментов выяснено, что работа ротового аппарата гусениц протекает следующим образом: поедаемый лист попадает в выемку верхней губы, а снизу — в центральный желобок лабио-максиллярного комплекса и с боков поддерживается максиллами. При таком положении мандибулы свободно отрезают кусочки листа, продвигаемые гипофаринксом в глотку.

Кроме ориентировки листа в отношении мандибул, верхняя губа препятствует выпадению пищи изо рта. Помимо удерживания листовой пластинки, дистальные части максилл, а также лабиальные щупики несут функцию органов осязания, а возможно, и вкуса.

Помимо дистальных выростов максилл и лабиальных щупиков, ощупывание листа производится щетинками верхней губы и в гораздо меньшей степени — антеннами.

ЛИТЕРАТУРА

Ежиков И. И., 1929. Метаморфоз насекомых, М.

Зограф Н., 1880. Анатомия Lithobius forficatus L., Изв. Импер. о-ва любит. естествозн., антропол. и этногр., т. 32, вып. 2.

Кузнецов Н. Я., 1915. Фауна России и сопредельных стран. Насекомые чешуекрылые, т. I.

Мартынов А. В., 1937. О крыльях термитов в связи с вопросами филогении этой и соседних групп насекомых, Сб., посвящ. Н. В. Насонову, Изд-во АН СССР.

Мартынова Е. Ф., 1950. О строении гусениц Micropterygidae, Энтомол. обозр., т. 31, № 1—2.

Махотин А. А., 1940. О взаимоотношениях типов филогенетических изменений органов, Сб. пам. акад. А. Н. Северцова, т. II, ч. 1.

Поярков Э. Ф., 1929. Тутовый шелкопряд (Bombyx mori), т. I, Ташкент.

Федотов Д. М., 1915. Постэмбриональное развитие и регресс чехлоноски, Изв. АН СССР, № 6.

Холодковский Н. А., 1827—1931. Курс энтомологии, т. I—III, М.— Л.

Шарп Д., 1910. Насекомые, Спб.

Шванвич Б. Н., 1949. Курс общей энтомологии, Изд-во «Сов. наука».

Belton C., 1934. Caddis Flies or Trichoptera of New York State, N. Y. State Bull., 292.

Berlese A., 1909. Gli Insetti, Milano, т. I, II.

Bodenstein D., 1933. Beintransplantationen an Lepidopteren Raupen. I. Roux. Arch. Entwicklungsmech. Organismen, Bd. 128, H. 3.

Börner C., 1921. Handbuch der Morphologie der Wirbellosen Tiere (Lang.), Bd. 4.

Butt F. H., 1957. The Role of the Premandibular or Intercalary Segment in Head Segmentation of Insects and other Arthropods., Trans. Amer. Entomol. Soc., vol. 83.— 1960. Head Development in the Arthropods. Biol. Reviews Cambridge philos. Soc., vol. 35, No 1.

Comstock I. H. and Kochi G. G., 1902. Skeleton of the Head of Insects, Amer. Naturalist, 36.

Crampton I. C., 1921. Sclerites of the Head and Mouth-parts of certain Immature and Adult Insects, Ann. Entomol. Soc. Amer., vol. 14, No. 2.

Das G. M., 1937. The Muskulature of the Mouth-Parts of Insect larvae, Quart. J. Microscop. Sci., New. Ser., No. 317, vol. 80, p. 1.

DuPorte E. M. 1956. The Median Facial Sclerite in Larval and Adult Lepidoptera, Proc. Roy. Entomol. Soc. London (A), vol. 31.

Eassa I. E. E., 1953. The Development of Imaginal Buds in the Head of Pieris brassicae L. (Lepidoptera), Trans. Roy. Entomol. Soc. London, vol. 104.

Eidmann H., 1941. Lehrbuch der Entomologie, Berlin.

Ferris G. F., 1942. Some Observations on the Head of Insect, Mikroentomology, 7 (2).— 1953. On the Comparative Morphology of the Annuala. Microentomology, 18 (1).

Handlirsch A., 1928. Der Bau des Insectenkörpers und seiner Anhänge, In Schröders Handb. Entomol.

Hinton H. E., 1947. The Dorsal Cranial Areas of Caterpillars, Ann. and Mag. Natur. Hist. (11) 14.

Iordan H., 1911. Die Wirkungsweise der Mundwerkzeuge bei Seidenraupen, Biol., Zbl., Bd. 31, Nr. 4.

Iordan H. und Hirsch C., 1927. Einige vergleichend-physiologische Probleme der Verdauung bei Metazoen, Handb. norm. und pathol. Physiol., Bd. 3.

Kellog V. L., 1895. The Mouth-parts of the Lepidopteren, Amer. Naturalist, vol. 29.

Kirbach P., 1883. Über die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge, Zool. Anz., 6.

Packard A. S., 1898. Textbook of Entomology, New York.
Short I. R. T., 1951. Some Aspects of the Morphology of the Insect Head as Seen in the Lepidoptera, Proc. Roy. Entomol. Soc. London (A), vol. 26.
Snodgrass R. E., 1928. Morphology and Evolution of the Head Insects and its Appendages, Smithson, Misc. Coll., vol. 81, No 3.— 1935. Principles of the Insect Morphology, New York and London.— 1953. A Textbook of Arthropod Anatomy, New York and London.
Tillyard R. J., 1922. On the Larva and Pupa of the Genus Sabatinca, Trans. Roy. Entomol. Soc. London.
Walter A., 1885. Beiträge zur Morphologie der Lepidoptera. I. Mundteile. Ienaisch. Z. Naturwiss., Bd. 18.
Weber H., 1933 Lehrbuch der Entomologie, Iena.— 1952. Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten., Fortschr. Zool., Bd. 9.

MORPHOLOGY AND FUNCTIONAL IMPORTANCE OF THE ELEMENTS OF MOUTH APPARATUS IN THE CATERPILLARS OF SOME MOTHS

A. A. MAKHOTIN and *E. D. DAVYDOVA*

Laboratory of Invertebrate Zoology, Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

The mouth parts of caterpillars exhibit vestiges of the embryonic stage out of which the specialized features have developed. Observation and experiments carried out on Antheraea pernyi gave the possibility to elucidate the function of the components of the trophi in the act of feeding, as well as the work of the latter as a whole. The labrum from above and the labio-maxillary apparatus from below place the leaf on which the caterpillar is feeding in such a position as to ensure the operation of the mandibles which in this species of caterpillar have a scissor-like action.

The study of the development, and the examination of the structure and functions of the mouth-parts have thrown new light on the anatomy and history of the development of these organs.

Experimental removal of the components of the mouth-parts of caterpillars and the effect of these operations on the corresponding organs of the imagines, and also the study of the prae-pupal stage, have enabled the authors to draw several homologies between the mouth-parts of caterpillars and those of the adult.

The application of comparative data made it possible to advance the hypothesis of the evolution of the mandibles and maxillae of biting mouth-parts from a primary limb similar to a walking leg into the specialized mouth-parts: probably the mandibles and the maxillae evolved dissimilarly. While the mandibles were derived from the terminal segments of telopodites by the reduction of the basal parts of the limb, all the parts of the limb, from the subcoxa to the distal segments of the telepodite, participated in the development of both pairs of maxillae.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

НОВАЯ ГЛУБОКОВОДНАЯ РЫБА PROSOSCOPA STILBIA RASS GEN. N., SP. N. ИЗ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Т. С. РАСС

Институт океанологии Академии наук СССР (Москва)

В плавании экспедиционного судна «Витязь» в Индийском океане зимой 1959/60 г. (XXXI рейс) была поймана очень своеобразная глубоководная рыба, являющаяся представителем особого рода и вида и, вероятно, особого семейства. Так как добыт всего 1 экз., он не может быть подвергнут анатомическому исследованию, необходимому для обособления семейства.

Prososcopa Rass, gen. n.

Тело веретеновидное, покрытое голой кожей, серебрящейся от включений гуанина. Хвостовой стебель низкий и длинный. Ширина головы больше ее высоты вследствие сильного развития глаз, раздавшихся в стороны. Глаза большие, телескопические, направленные вперед. Рыло короткое, тупое. Рот маленький, косой. Предчелюстные кости без зубов, на верхнечелюстных и на нижней челюсти зубы имеются. Спинной плавник один, расположенный немного позади середины тела; жирового плавника нет. Основания грудных плавников расположены высоко — на середине высоты бока. Брюшные плавники расположены на середине брюха.

В названии нового рода отражен характерный признак — смотрящие вперед глаза.

Тип рода — Prososcopa stilbia Rass sp. n. (№ 36730, Зоологический музей АН СССР).

Направленные вперед телескопические глаза имеются, кроме описываемого рода, только у Gigantura (семейство Giganturidae, Giganturiformes) и Winteria, относимой (неправильно) к семейству Opisthoproctidae, Clupeiformes (Brauer, 1901, 1906; Regan, 1925; Берг, 1940).

Prososcopa существенно отличается от этих родов. От Gigantura ее отличают строение черепа, рта, грудных и непарных плавников: Prososcopa и Gigantura несомненно принадлежат к разным отрядам. К Winteria она значительно ближе: их сближают строение рта, положение и строение грудных плавников, отчасти характер спинного и анального плавников. Prososcopa отличается от Winteria строением головы и тела, голой кожей, отсутствием жирового плавника. Prososcopa и Winteria принадлежат, по-видимому, к одному и тому же отряду, вероятно, Clupeiformes, не представляют, по нашему мнению, два разных монотипических семейства. Для решения вопроса, очевидно, необходимы дополнительные материалы, пока же Prososcopa и Winteria известны по 1 экз. каждая.

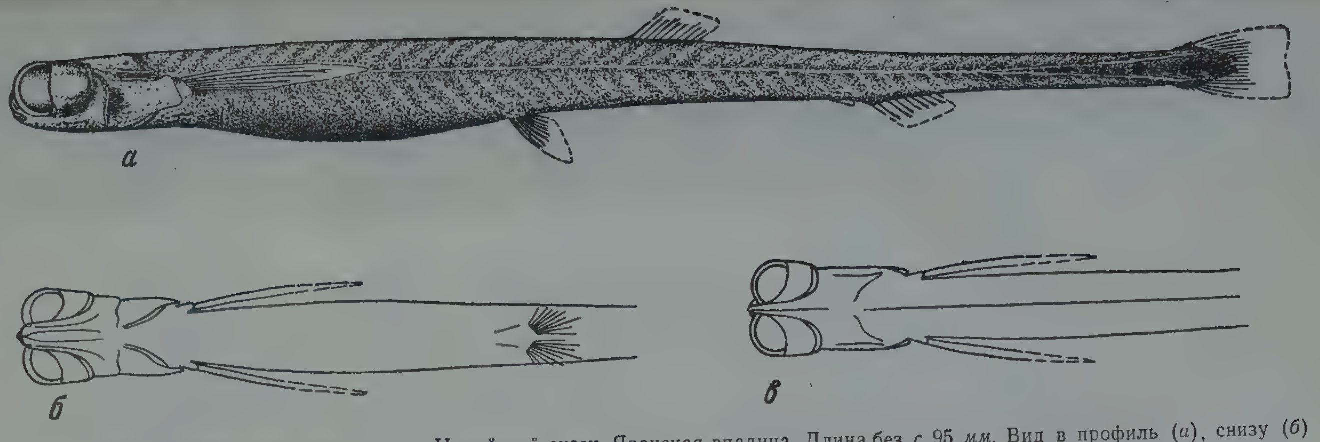


Рис. 1. Prososcopa stilbia Rass. gen. n., sp. n. Индийский океан, Яванская впадина. Длина без *c* 95 *мм*. Вид в профиль (*а*), снизу (*б*) и сверху (*в*). Рис. худ. Г. Н. Похильской

Рис. 2. Prososcopa stilbia Rass (рентгеновский снимок А. А. Коровкиной)

PROSOSCOPA STILBIA RASS SP. N.

D 9, *A* 9, *P* 7, *V* 10, *C* 4+18+4, *Vert*. 31+20 (по рентгеноснимку).

Тело веретеновидное, с длинным тонким хвостовым стеблем и широкой тупой головой (рис. 1). Наибольшая высота тела 7,4% длины без *C* (*l*), высота у начала *D* 5,6%, наименьшая высота 2,6%. Длина хвостового стебля 23,7%. Кожа голая, серебристая (что отражено в названии вида). Голова расширена благодаря сильному развитию раздавшихся в бока, направленных вперед глаз; длина ее (*c*) составляет 14,7% длины тела (*l*); высота 39,3%, наибольшая ширина 53,5% длины головы (*c*). Глаза большие, цилиндрической формы, телескопические, направленные вперед; их ось параллельна оси тела. Длина глаза 46,4% длины головы (*c*), вертикальный диаметр 28,6%; предглазничное расстояние 6,4%, заглазничное 12,8%. Межглазничное пространство узкое, 15,0% *c* между основаниями глаз, 5,0% *c* между передними частями (между хрусталиками). Отолиты хорошо обызвествленные, сагитта удлиненно-эллипсоидальная, ляпиллус круглый (рис. 2). Передний профиль головы крутой, рыло короткое (см. рис. 1). Рот маленький, косой. На предчелюстных костях зубы мелкие, редко сидящие; верхнечелюстные без зубов; длина верхней челюсти 26,4% *c*, задний край ее немного заходит за вертикаль переднего края глаза. На нижней челюсти зубы сильные, конические, сомкнутые. Крошечная кость удлиненно-прямоугольной формы, жаберные щели простираются вперед до уровня переднего края предкрышки. Спинной плавник расположен немного позади середины длины тела, антедорсальное расстояние 51,6% *l*, постдорсальное 42,7%. Анальный плавник немного позади границы двух третей длины тела, антеанальное расстояние 69,9% *l*. У основания хвостового плавника сверху и снизу по 4 недоразвитых коротких луча. Грудные плавники узкие, длинные; их основания расположены на середине высоты тела, ширина основания 1,3%, длина плавника 11,2% *l*. Основания брюшных плавников отстоят от конца рыла на 40,3% *l*; расстояние между ними и основаниями грудных плавников 25,2%.

Окраска свежего экземпляра металлически-блестящая, светлая; в спирту желтовато-серая, слабо блестящая. Брюшина темная, просвечивает сквозь стенку брюха. Ротовая полость светлая.

Вся длина единственного экземпляра (*L*) ±101,0 *мм* (концы лучей обломаны), длина без *c* (*l*) 95,0 *мм*.

Пойман 1 ноября 1959 г. хамсеросной (из дели 5 *мм*) конической сетью, при косом облове слоя 1000—0 *м* (длина троса 1560 *м*, угол троса 50°), на станции экспедиционного судна «Витязь» № 4530, в Индийском океане, в районе Яванской впадины (10°18′ ю. ш., 110°23,2′ в. д.), над глубиной 7219 *м*.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л. С., 1940. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, V (2).

Brauer A., 1901. Ueber einige von der Valdivia-Expedition gesammelte Tiefseefische und ihre Augen. Sitzber. Ges. Marburg.— 1906. Tiefseefische, Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exped. «Valdivia», 15.

Regan C. Tate, 1925. The Fishes of the Genus Gigantura, A. Brauer; Based on Specimens coll. in the Atlantic by the Dana Expedition, 1920—22. Ann. Mag. Nat. Hist. (9), 15 (No. 85).

PROSOSCOPA STILBIA RASS GEN. N., SP. N.— A NEW DEEP SEA FISH FROM THE INDIAN OCEAN

T. S. RASS

Institute of Oceanology, USSR Academy of Sciences (Moscow)

Summary

Prososcopa Rass, gen. n. Body spindle-shaped, skin naked, with metallic silvery shine. Width of the head greater than its height due to the great size of the eyes. Eyes of cylindrical form, directed forward, their axis along that of the body. Snout short, rounded. Mouth small, oblique. Maxillae toothless; praemaxillare with feeble, dentale with strong teeth. Dorsal single, located somewhat after the middle of the body; pectorals high on sides; ventrals in the middle of the belly. Differs from Gigantura in the structure of the head, pectorals and unpaired fins; from Winteria in the structure of the head (short snout, great width), form of the body, absence of adipose fin, absence of scales. Represents probably a new family, perhaps, of the order Clupeiformes (notwithstanding the high position of P.)

Prososcopa stilbia Rass, sp. n. With the characters of the genus. D 9, A 9, P 7, V 10, C 4+18+4, Vert. 31+20. Total length (L) 101.0+*mm*, standard length (l) 95,0 *mm* (Measurements are presented in the Russian text).

Color — silvery, peritoneum dark.

Holotype: Zoo. Mus. Acad. Sci. USSR No 36730, Vityaz Station No 4530, I.XI.1959, 10°18′ S., 110°23,2′ E. (Java Trench Area), conical capron 5 *mm* net 1 000 *m* — 0 (1560 *m* wire by 50° angle), over depth 7219 *m*. Only one specimen known.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

ОБ ЭКОЛОГИИ СИНИЦЫ-МОСКОВКИ (PARUS ATER ATER L.)

А. А. ИНОЗЕМЦЕВ

Московский государственный педагогический институт

Московка в период размножения нигде в пределах ареала не бывает многочисленной, встречаясь реже большинства других синиц (Птицы Советского Союза, 1954). В лесах Подмосковья как гнездящаяся птица редка (Смолин, 1948). Сведения, приводимые в литературе о московке, весьма ограничены. Об условиях гнездования и особенно привлечения ее (Благосклонов, 1952; Лихачев, 1959) имеется очень скудный материал.

Все это побудило нас опубликовать приводимые ниже сведения, которые удалось собрать автору в 1957—1960 гг. на территории Красногорского р-на Московской обл.; кроме того, были использованы материалы, собранные в 1952—1958 гг. в Талдомском, Рузском, Звенигородском и ряде других районов Московской обл.

Методика полевых работ заключалась в учете птиц на постоянных маршрутах и в визуальных наблюдениях за их биологией. Питание птенцов изучалось при помощи методики перевязок, а взрослых особей — путем отстрела и анализа содержимого желудков.

Определение основной массы беспозвоночных, поедаемых московкой, осуществлено Д. В. Панфиловым, некоторую часть этого материала, а также семена определил автор.

Во все периоды года московка явно тяготеет к хвойным биотопам, а на гнездовье встречается либо в них, либо в хвойных участках хвойно-лиственного леса.

Начиная с осени, наблюдается заметное увеличение численности вида, которое, очевидно, связано с прикочевкой особей, размножавшихся в более северных районах ареала; с начала февраля происходит обратный процесс. В гнездовой период, с апреля по июль, численность вида в Красногорском р-не, где проводились маршрутные учеты, была крайне низкой: на 1 *км*² лесных угодий приходилось не более, чем одна-две пары [1].

Гнездится московка в старых дуплах пухляка и малого пестрого дятла; охотно занимает искусственные гнездовья. Из семи найденных гнезд четыре находились в синичниках и по одному в прошлогоднем дупле пухляка, сделанном в старом трухлявом пне в 20 *см* над поверхностью земли, в естественном щелеобразном дупле сосны в 140 *см* от земли и в полуразвалившемся дупле малого пестрого дятла. Все гнезда располагались в хвойных участках хвойно-лиственного леса.

---

[1] «Плотность гнездования» определена не на основании маршрутных учетов, во время которых в период размножения не было отмечено ни одной особи, а путем картирования найденных гнезд и встреченных особей в лесу, где проводились стационарные наблюдения.

Полные кладки были найдены в Красногорском р-не 10 мая 1955 г. (9 яиц) и 14 мая 1959 г. (10 яиц). Гнезда с птенцами, готовыми к вылету, встречены 20 июня 1953 г. (9 слетков), 12 июня 1955 г. (9 слетков), 13 июня 1956 г. (10 слетков).

Собственно гнездовой период жизни московки протекает следующим образом. Самка ежедневно откладывает по яйцу. Насиживание начинается после откладки последнего яйца и продолжается в течение 12 дней. Насиживает только самка. Во время насиживания самку кормит самец, принося корм два-три раза в час; он же кормит самку и только что вылупившихся птенцов в первые два дня по вылуплении, так как в это время самка продолжает насиживать оставшиеся яйца и согревает птенцов, почти не принимая участия в их выкармливании. С 3-го дня и до вылета птенцов самка принимает участие в выкармливании наравне с самцом. Частота прилетов родителей к гнезду в этот период — 15—20 раз в час (в июне). При этом кормление начинается между 3 и 4 час. и оканчивается в 21 (по декретному времени).

Процессы роста и развития были изучены на 10 птенцах первого выводка из одного гнезда; кроме того, частично прослежено развитие птенцов второго выводка (7 juv. из одного гнезда).

Только что вылупившиеся птенцы весят 0,70—0,98 *г*, тело голое, красно-розового цвета, лишь на затылке и над глазами пучки темно-серого

Таблица 1

Развитие птенцов московки

Дни жизни	Внешний вид птенца
1—2-й	Тело голое, лишь на затылке, над «глазами» и на плечах эмбриональный пух. Цвет тела красно-розовый. Вместо глаз — большие темные шарообразные выпуклости без признаков будущей глазной щели
3-й	Тело желто-розового цвета. На месте будущей глазной щели образовались валики
4-й	Тело желто-серого цвета. Под кожей просвечивают зачатки маховых и покровных перьев на плечах, хребте, боках*
5—6-й	Появляются пеньки первых маховых Намечается глазная щель
7—8-й	Все тело покрыто пеньками перьев. Прорезаются глаза. Начинают распускаться пеньки покровных перьев
9-й	Глаза прорезались у всех птенцов
10-й	Появились пеньки перьев вокруг глаз. Начали распускаться первостепенные маховые
11—12-й	Первые маховые распустились на 1/15—1/10 общей длины
13-й	Первые маховые распустились на 1/7 длины. Начали распускаться пеньки вокруг глаз
14—15-й	Первостепенные маховые распустились на 1/3
16-й	Первые маховые распустились на 1/2. Глаза как у взрослых птиц, но не выпуклые
17—18-й	Роговой чехлик покрывает не более 1/3 части первостепенных маховых. Глаза выпуклые, как у родителей, вполне типичны**
19—20-	Роговой чехлик сохраняется лишь у основания первых маховых, покрывает не более 1/4 части пера***

* В дальнейшем цвет кожи на теле изменяется в направлении усиления серого оттенка.

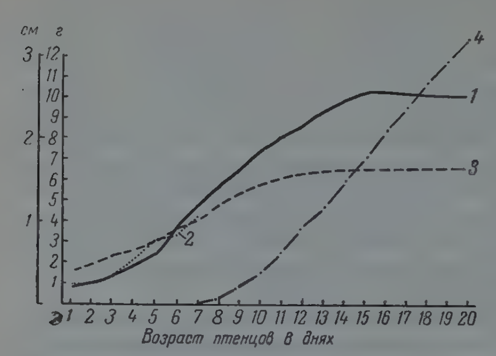
** Птенцы активны, пытаются вырваться, но летают плохо.

*** Летают хорошо, но набирать высоту не могут.

эмбрионального пуха, немного пуха есть и на плечах. Дальнейшие изменения, происходящие с птенцами, можно представить следующим образом (табл. 1).

В период пребывания птенцов в гнезде их расположение в нем закономерно изменяется. Со дня вылупления и до 5—6-дневного возраста

птенцы лежат брюшками внутрь гнезда; при этом головы у них находятся на плечах друг у друга. С 6-го по 10-й день жизни птенцы располагаются головами к борту гнезда, т. е.«хвостами» к центру. С 10—11-го дня и до вылета не умещающиеся в гнезде птенцы лежат друг на друге [2]. Сходным образом изменяется расположение птенцов в гнезде и у других видов синиц, например, у буроголовой гаички.



Изменение веса тела и линейных размеров птенцов московки

1 — вес тела (первый выводок — 10 juv.), *2* — вес тела (второй выводок — 7 juv.) *3* — длина цевки (первый выводок), *4* — длина хвоста (первый выводок)

Рост гнездовых птенцов московки можно иллюстрировать рисунком.

Из всех отложенных яиц (1-й выводок) вылупились птенцы и благополучно покинули гнезда. Вторая кладка, по-видимому, в лесах Подмосковья весьма обычна: из семи найденных гнезд в двух была вторая кладка. Так, 17 июня 1959 г. найдено гнездо с двумя свежими яйцами. 12 июня 1959 г. в синичнике с 10 слетками московки обнаружено яйцо, а деформированное птенцами гнездо подправлено; 13 июня птенцы вылетели, гнездо выглядело только что выстроенным и содержало уже два яйца. 19 июня отложено восьмое

Таблица 2

Состав пищи птенцов (28 порций)

Виды пищи	Фазы развития	Абс. колич.	Встречаемость в %
Моллюски			
Pulmonata	—	1	4
ауки			
Lycosidae	—	5	14
Araneus sp.	—	13	40
Araneae, ближе не определенные	—	2	7
Яйцевой кокон паука	—	1	4
Насекомые			
Aphidodea	Имаго	25	18
Carabidae	»	1	4
Cephaleia abietis	»	1	4
Прочие Hymenoptera	Кокон	1	4
Laspeyresia strobilella	Гусеница	19	46
Tortricidae, ближе не определенные	»	13	40
То же	Куколка	1	4
Noctuidae	Гусеница	3	7
Прочие Lepidoptera	Куколка	2	7
Семена			
Осина	—	2	4
Прочая пища			
Скорлупа куриных яиц	—	Имеется	11

[2] При таком расположении голодные легкие птенцы, как правило, оказываются сверху, а тяжелые сытые — снизу.

яйцо, на котором кладка и закончилась. На 11-й день насиживания вылупился первый птенец, восьмой вылупился на 14-й день

Рост птенцов удалось наблюдать лишь в течение нескольких дней, так как, начиная с 3-го дня жизни, птенцы стали погибать от эктопаразитов, и наблюдения были прекращены. Благополучно покинул гнездо лишь один птенец.

Площадь, с которой пара собирает корм для себя и для птенцов, составляет, по очень приблизительным данным, 4000 $м^2$ в елово-сосновом лесу с незначительной примесью лиственных пород. Птицы кормятся только на елях и соснах, на концах охвоенных побегов в наружной части кроны. При этом летом (с середины мая и до конца сентября) птицы собирают пищу обычно не ниже 8—10 *м* от земли; с наступлением же осени птицы начинают посещать сначала маленькие елочки и сосенки, а в декабре — феврале их можно видеть на мертвом опаде под кронами хвойных деревьев или на снегу.

Из описанного распределения мест сбора корма можно заключить, что состав потребляемой пищи должен быть довольно однородным, со-

Таблица 3

Содержимое 20 желудков московки

Виды пищи	Фазы развития	Абс. колич.	Встречаемость в %
Пауки			
Araneae	—	3	15
Насекомые			
Равнокрылые			
Psyllidae	Имаго	46	40
Aphidodea	»	25	10
Полужесткокрылые			
Elasmucha sp.	»	1	5
Прочие Heteroptera	»	2	5
Жесткокрылые			
Carabidae	»	1	5
Elateridae	»	2	5
Перепончатокрылые			
Ichneumonidae	»	2	10
Chalcididae	»	2	5
»	Кокон	4	5
Lasius sp.	Имаго	3	5
Formicidae, ближе не определенные	»	1	5
Прочие Hymenoptera	»	1	5
Двукрылые			
Muscidae	»	2	10
Brachycera, ближе не определенные	»	3	15
Чешуекрылые			
Laspeyresia strobilella	Гусеница	227	45
Tortricidae, ближе не определенные	»	1	5
Прочие Lepidoptera	»	19	35
» »	Куколка	1	5
» »	Яйца	120	30
Прочие насекомые	Имаго	3	5
» »	Коконы	1	5
Семена			
Ель	—	7	10
Прочие	—	5	5

стоящим исключительно из представителей энтомофауны сосны и ели. Действительно, основу питания гнездовых птенцов московки (около 40% от общего количества пищевых объектов ,встреченных в корме птенцов) составляют гусеницы листоверток, главным образом, шишковой листовертки (Laspeyresia strobilella), обитающей на ели, где она повреждает шишки (табл. 2 и 3).

Пища птенцов — однотипная в течение всего периода пребывания в гнезде; лишь незадолго до вылета она становится несколько разнообразней — в ней появляются жуки и перепончатокрылые и уменьшается количество пауков и гусениц. Начиная с 9—10-дневного возраста, птенцы получают в качестве минеральных кормов скорлупу яиц или моллюсков с раковинками.

Питание взрослых особей удалось изучить лишь для зимы. В сентябре — феврале было отстреляно 20 особей. За этот промежуток времени состав пищи почти не изменяется; лишь в декабре — феврале в желудках появляется больше семян, пища становится разнообразнее, а количество пищевых объектов в одном желудке увеличивается по сравнению с осенью. Основу питания московки в осенне-зимний период составляют гусеницы Laspeyresia strobilella, яйца бабочек и мелкие равнокрылые; другая пища встречается редко и в небольшом количестве (табл. 3). Почти во всех желудках (60% встречаемости) можно обнаружить оболочки семян и чешуйки коры хвойных деревьев. В желудке птицы, добытой в мае, содержались песчинки кварца. Основу осенне-зимнего питания московки (просмотрено три желудка) на Кольском п-ове также составляют гусеницы бабочек (Новиков, 1952).

Весной и летом пищевой рацион взрослых особей, по-видимому, изменяется в сторону увеличения в нем пауков и жуков. Во всяком случае, данные по весеннему и летнему питанию вида, приводимые А. Б. Кистяковским (1950) для Закарпатской обл. Украины (10 желудков) и Т. А. Воропановой (1957) для Вологодской обл. (2 желудка), показывают, что количество пауков, приходящееся на один желудок, в несколько раз больше, чем зимой в Московской обл. Из данных, приводимых Н. Ф. Реймерсом (1959), изучавшим питание этого вида в условиях Прибайкалья, видно, что летом поедается главным образом животная, а осенью и зимой — растительная пища.

По наблюдениям Хафторна (S. Haftorn, 1956), московки в Восточной Норвегии летом также питаются главным образом насекомыми и пауками, а зимой переходят на питание семенами хвойных пород.

Интересной биологической особенностью московки является запасание пищи на зиму, отмеченное Хафторном и Хартом (D. Hart, 1958). Судя по единичным наблюдениям, в условиях Подмосковья в октябре-ноябре птички также делают запасы семян ели.

В питании московки значительное место занимают виды, в той или иной мере вредные для лесного хозяйства. Турчек (F. Turček, 1955) указывает, что московка, наряду с другими птицами, уничтожает гусениц дубовой листовертки в годы ее массового размножения. По данным Беттса (M. M. Betts, 1955), в желудках московок из дубовых лесов Англии насчитывалось в среднем по 9 экз. зимней пяденицы. Есть, правда, данные иного порядка, указывающие на поедание московкой в зимнее время пчел, которых птички выгоняют из улья, постукивая по нему клювом (Oelschlegel, 1953), и ос (Haftorn. 1956). Однако, поскольку в пище птенцов и в желудках взрослых особей этого вида основное место занимают гусеницы бабочек, равнокрылые хоботные и другие виды насекомых, вредящие древостою, а полезные формы (жужелицы, наездники, муравьи и пауки) встречаются редко и в малом числе, московку можно смело отнести к видам, привлечение на гнездовье которых следует считать весьма целесообразным.

ВЫВОДЫ

1. Московка исключительно тесно связана с энтомофауной сосны и ели, питаясь главным образом насекомыми, которых она собирает на концевых побегах в верхней части кроны.

2. Основу питания гнездовых птенцов составляют гусеницы бабочек, пауки и тли. Взрослые особи в осенне-зимний период потребляют исключительно чешуекрылых (в фазе яйца и личинки), а также равнокрылых. Более 70% беспозвоночных, приносимых птенцам, и более 90% встреченных в желудках взрослых особей вредят лесному хозяйству.

Сказанное позволяет считать московку весьма полезным для лесного хозяйства компонентом хвойного биоценоза. Необходимо разработать мероприятия по привлечению этого вида на гнездовья.

ЛИТЕРАТУРА

Благосклонов К. Н., 1952. Охрана и привлечение птиц полезных в сельском хозяйстве, Учпедгиз, М.

Воропанова Т. А., 1957. Питание птиц Вологодской области, Уч. зап. Вологодск. пед. ин-та, т. 20.

Кистяковский А. Б., 1950. Птицы Закарпатской области, Тр. Ин-та зоол., т. IV, Киев.

Лихачев Г. Н., 1959. Редко гнездящиеся в искусственных гнездовьях птицы, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. LXIV, вып. 3.

Новиков Г. А., 1952. Материалы по питанию лесных птиц Кольского полуострова, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. IX, вып. 4.

Птицы Советского Союза (под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова), 1954, т. V, М.

Реймерс Н. Ф., 1959. Птицы кедровых лесов Средней Сибири и их роль в жизни кедра, Тр. Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, вып. 5.

Смолин П. П., 1948. Птицы, Сб. «Календарь русской природы».

Betts M. M., 1955. The Food of Titmice on Oak Woodland, J. Animal Ecol., 24, No. 2.

Haftorn S., 1956. Contribution to the Food Biology of Tits Especially about Storing of Surplus Food. Part II. The Coal-Tit (Parus a. ater L.), Kgl. norske vid. selskabs skz., No. 2.

Hart D., 1958. Hoarding of Food by Coal Tit, Brit. Birds, 51, No. 3.

Oelschlegel H., 1953. Das Leben unserer Vögel im Winter. Urania (Jena), 16, Nr. 2.

Turček F. J. 1955. Vtactvo pri premnozeni dubovych obalovacov (Tortrix viridiana a T. loefflingiana) v lesoch stredneho Pohronia, Biologia, 10, No. 4.

ON THE ECOLOGY OF THE TOMTIT PARUS ATER ATER L.

A. A. INOZEMTZEV

State Pedagogical Institute of Moscow

Summary

In the forests of Moscow region the tomtits Parus ater ater L. occur in considerable numbers only during winter period, from September to January. In summer approximately 1—2 pairs dwell on the area of 1 km^2 of coniferous forests. Usually two egg batches are laid annually. The food collected exclusively from the peripheric part of the crown of coniferous trees is very homogenous and consists of Lepidoptera larvae (among which Laspeyresia strobilella are predominant) and of aphids. More than 70% of the invertebrates brought to the young and more than 90% of those found in the stomachs of the adult are forest pests.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

ОСОБЕННОСТИ РАЗМЕЩЕНИЯ ЖЕЛТЫХ И МАЛЫХ СУСЛИКОВ В ОБЛАСТИ ИХ СОВМЕСТНОГО ОБИТАНИЯ

Ю. А. ДУБРОВСКИЙ

Институт географии Академии наук СССР (Москва)

Деятельность человека нередко приводит к сокращению численности одного и в связи с этим к увеличению плотности населения другого, ранее немногочисленного вида. Процессы изменения населения животных очень разнообразны и в каждом случае имеют свои оригинальные черты. В настоящей статье приводятся сведения об изменениях в населении двух фоновых видов северо-западной части Казахстана.

Малый (Citellus pygmaeus Pall.) и желтый (песчаник, C. fulvus Licht.) суслики — систематически довольно далекие друг от друга виды рода Citellus. Однако они имеют много сходных экологических черт. В. Б. Гринберг, Н. И. Калабухов и Г. В. Никольский (1930) указывают, что в полупустынных ландшафтах между Тургаем и Иргизом эти грызуны почти всегда занимают одинаковые местообитания, но там, где много желтого суслика, малый суслик встречается редко и наоборот. В окрестностях Аральска такую же закономерность отметили С. П. Наумов и Е. П. Спангенберг (1929).

В 1955—1957 гг. мы изучили численность желтых и малых сусликов на территории совместного обитания обоих видов в северо-восточной части Актюбинской обл. (на юг до линии, проходящей от поселка Иргиз к верховьям Ори) [1].

В ходе работ нас интересовали два тесно связанных между собой вопроса: 1) особенности современного размещения и состояния численности желтого и малого сусликов, 2) характер использования территории этими видами и соотношение их численности до начала промысла песчаника.

Численность сусликов учитывали капканно-площадочным методом на 1-гектарных площадках (230 учетов). На 60 площадках по 0,25 *га* каждая подсчитывали число курганчиков (сусликовин), выбросов земли, вертикальных и наклонных нор сусликов. Описано около 1300 курганчиков; описание включало величины двух поперечников и высоты, число вертикальных и наклонных нор, характер их использования. На поверхности более чем 3000 курганчиков собраны костные остатки сусликов и других зверьков. При обработке материалов использованы учеты сусликов, их курганчиков и растительных группировок, сделанные на автомобильных маршрутах общей протяженностью свыше 1000 *км*, и некоторые другие сведения. В качестве сравнительного материала использованы результаты изучения поселений малых сусликов западнее р. Орь, где, по-видимому, никогда не было желтых сусликов.

Обследованная территория находится на границе сухих степей и северных полупустынь (Лавренко, 1956). По отлогим холмам водоразделов широко распространены типчаково-ковыльные степи с пятнами низкотравных солонцов. По речным долинам, широким ложбинам стока, по склонам холмов и бессточных котловин часто встречаются крупные участки солонцов площадью в несколько гектаров. Сплошных массивов ковыльных степей площадью в несколько квадратных километров без солонцовых пятен в западной части территории почти нет. На междуречье Иргиза и Улькаяка более половины общей площади занимают обширные массивы разнотравно-ковыльной степи на супесчаной почве, среди которых пятна низкотравных солонцов встречаются лишь по склонам многочисленных котловин озер и соров, характерных только для этой территории.

---

[1] Материалы собраны во время работы автора в бывшем Актюбинском противочумном отделении.

Таблица 1

Количество желтых и малых сусликов, добытых на 1-гектарных площадках (1955—1957 гг.)

Места учета	Даты	Растительность	Число площадок	Добыто сусликов в среднем на 1 *га*			
				желтый		малый	
				взрослых	молодых	взрослых	молодых
1. 5 *км* восточнее пос. Ак-Кум (междуречье Иргиза и Улькаяка)	29.V 1955	Комплексные солонцы	4	2,5	—	—	—
2. Пос. Старый Карабутак (северо-восточная часть Мугоджар)	25.V 1957	Чернополынные солонцы	4	1,0	8,0	—	—
3. Четыре участка в окрестностях пос. Джабасак (междуречье Иргиза и Улькаяка)	29.V—2.VI 1955	Различные варианты комплексной степи	15	2,0	0,6	0,07	—
4. Пос. Джабасак	23.V 1956	Комплексная степь	4	1,8	—	1,2	—
5. Пос. Бала-Талдык (восточная часть Мугоджар)	8.V 1955	Комплексные солонцы	4	0,2	—	3,0	—
6. Совхоз «Псковский» (возле оз. Айке)	20.V 1957	Ковыльно-белополынная степь	4	1,0	—	7,0	—
7. Пос. Карашатау (восточнее оз. Челкар-Карашатау)	2.VI 1955	Чернополынный солонец	4	—	—	2,5	2,8
8. Совхоз «Северный» (севернее оз. Айке)	20.V 1957	Комплексные солонцы	3	—	—	24,0	—

Таблица 2

Количество нор желтых и малых сусликов на площадках размером 0,25 га (1957 г.)

Места учета	Даты	Растительность	Число площадок	Средн. колич. нор сусликов на 0.25 *га*			
				желтый		малый	
				вертикальных	наклонных	вертикальных	наклонных
1. Пос. Киякты (среднее течение Иргиза)	20.VI	Чернополынные солонцы	2	5,0	24,0	—	—
2. Пос. Старый Карабутак	25.V	То же	3	3,3	15,0	0,7	0,7
3. Пос. Бала-Талдык	29.V	Комплексные солонцы	4	3,2	15,0	1,0	2,5
4. Пос. Старый Карабутак	25.V	То же	2	2,0	6,5	6,5	13,0
5. Пос. Тас-Уткуль (верховья р. Джуса)	17.V	» »	2	4,0	5,0	29,0	36,0
6. Пос. Тще-Айрык (северо-западнее оз. Бель-Копа)	26.V	Комплексная степь	2	1,5	—	120,0	34,0

Колониальные поселения обоих видов сусликов повсеместно приурочены к солонцам с невысокой растительностью (обычно это чернополынные солонцы). Много сусликов живет в комплексных степях. Поскольку эти местообитания достаточно обычны на всей территории совместного распространения желтого и малого сусликов, можно считать, что характер растительного покрова нигде не препятствует расселению обоих видов. Однако численность сусликов на различных участках неодинакова.

В пределах ареала песчаника малые суслики малочисленны и распространены весьма спорадично: на многих участках их очень мало или нет совсем, хотя изредка они встречаются в большом количестве (табл. 1 и 2). По северо-западной окраине современного ареала желтого суслика отношения обратны: песчаники встречаются здесь редко, в то время как малые суслики распространены повсеместно и часто образуют хорошие колонии [табл. 1 (5—7), табл. 2 (5—6)].

Учеты численности обоих видов сусликов и плотности их нор показали (табл. 1 и 2), что в типичных обитаемых колониях желтых сусликов малые суслики поселяются очень редко. Уменьшение численности песчаников, как правило, приводит к увеличению численности малых сусликов.

Этот вывод подтверждают и другие наблюдения.

В Актюбинских степях за пределами ареала желтого суслика во всех колониях малых сусликов мы находили на сусликовинах кости этого зверька (10—20% курганчиков с костями, осмотрено 2000 курганчиков в 28 колониях). В пределах ареала желтого суслика курганчики с костями были обнаружены далеко не во всех колониях (в 11 из 22), причем количество сусликовин с костями было весьма незначительным (в среднем 2,7%, максимально 6,0%; осмотрено 2210 курганчиков). В этих колониях костей желтого суслика было в 1,5 раза больше, чем костей малого. Такие различия показывают, что эти колонии первоначально принадлежали желтому суслику и что малый суслик здесь малочислен.

Малые суслики распространились по территории, занятой песчаником, и местами стали здесь многочисленны сравнительно недавно. Об этом свидетельствует строение поселений и курганчиков, обследованных на этой территории и на территории, где издавна обитают только малые суслики.

Количество земляных холмиков на 1 *га* в колониях обоих видов примерно одинаково, несмотря на то, что число зверьков на той же площади сильно различается: 2—4 взрослых зверька в колониях желтых сусликов и 10—25 — в колониях малых сусликов. Это объясняется тем, что желтые суслики не так тесно, как малые, связаны со старыми сусликовинами и нередко устраивают норы и делают большие выбросы земли вне курганчиков.

В колониях малых сусликов, как правило, много мелких курганчиков диаметром 0,8—1,4 *м*. Максимальные размеры сусликовин в них весьма разнообразны (от 3 до 9 *м*), что связано с возрастом отдельных колоний (Варшавский, 1952, 1960). В связи с этим и средний для колонии диаметр курганчиков весьма изменчив (от 1,3 до 6,8 *м*).

В колониях желтых сусликов всегда преобладают бугорки диаметром 1,8—2,1 *м*. Максимальные размеры курганчиков в колониях обычно невелики (3—4 *м*), что обусловливает небольшую изменчивость среднего поперечника сусликовин в отдельных колониях (от 1,7 до 2,7 *м*).

Курганчики этих сусликов различаются и по внешнему виду: даже в плотно населенных колониях желтых сусликов бóльшая часть земляных бугорков не имеет и следов наклонных нор, поверхность их ровная, плоская. Напротив, малые суслики, как правило, постоянно по-

сещают свои курганчики, отчего форма последних куполовидна, а поверхность всегда неровна от обилия наклонных нор, их следов и прикопок.

Учитывая все эти признаки курганчиков, мы проанализировали данные промеров 822 холмиков в 22 колониях из районов совместного обитания обоих видов. Результаты показали, что во всех хорошо выраженных колониях все курганчики, без сомнения, принадлежат желтому суслику. В пределах ареала песчаника типичные колонии малых сусликов мы встретили лишь в долине Верхнего Иргиза (выше пос. Богет-Куль) и на склонах окружающих холмов. Молодые колонии этих зверьков с низкими курганчиками шириной 1—1,5 *м*, не связанные со старыми поселениями желтых сусликов, нередки на скотобойных участках возле населенных пунктов и ферм. За исключением этих мест, малый суслик нигде не образовал своих собственных колоний (групп курганчиков): он повсюду обитает на выбросах и курганчиках желтого суслика.

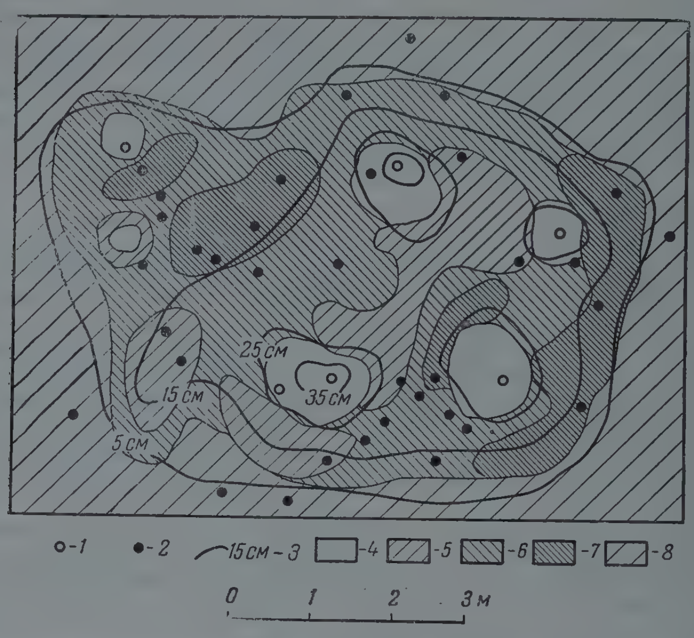
Все сказанное свидетельствует о том, что малый суслик неохотно поселяется в обитаемых колониях желтого. Постепенное сокращение численности последнего, связанное главным образом с неумеренным промыслом (Наумов, Спангенберг, 1929; Гринберг и др., 1930; Варшавский, 1952; Беляев, 1955), привело к расселению малого суслика на участки, прежде занятые песчаником. Увеличение площади, занятой малым сусликом, и рост его численности идет, по-видимому, очень медленно и неравномерно. В первую очередь малые суслики образуют колонии в долинах рек и возле поселков и ферм. В комплексной степи на водоразделах смена видов идет еще медленнее: здесь часто встречаются обширные старые колонии желтых сусликов, где численность обоих видов весьма незначительна.

Подобная неравномерность распределения сусликов обусловлена не только различной степенью пригодности отдельных местообитаний для жизни того или другого вида, но и неодинаковой интенсивностью промысла песчаника даже на небольших по площади участках, а также и другими, менее известными нам факторами.

Благодаря сложным комбинациям разнообразных факторов участки, в различной степени освоенные желтым и малым сусликами, часто располагаются мозаично, рядом друг с другом. Так, в Северных Мугоджарах на протяжении 20 *км* (три пункта по дороге от Кайрактов до Бала-Талдыка) мы встретили пять вариантов соотношения численности этих видов.

Поселяясь в колониях песчаника, малые суслики в большей или меньшей степени изменяют его курганчики. Степень их изменения на разных участках территории неодинакова и, очевидно, зависит от давности исчезновения желтого суслика и численности малого в последние годы. Курганчики песчаников, особенно измененные малыми сусликами, находятся, как правило, в сравнительно густо населенных районах (долина Иргиза, особенно ниже устья р. Джусы), в непосредственной близости от уединенных поселков (Сарат, Карашатау и т. п.) и по северо-западному краю ареала желтого суслика (Тще-Айрык, Тас-Уткуль) как вблизи населенных пунктов, так и вдали от них. Свежие следы деятельности желтых сусликов в этих местах встречаются весьма редко. Малые суслики охотнее поселяются на крупных курганчиках желтых с поперечником более 3,5—4 *м*. На их поверхности располагаются 1—2 молодых курганчика, а вокруг — до 15 вертикальных нор малых сусликов. Особенно сильно эти зверьки изменяют очень крупные курганчики желтых сусликов: в районе Тще-Айрыка и Тас-Уткуля на буграх поперечником 6—7 *м* (до 9 *м*) обычно располагаются 3—4 курганчика малых сусликов (см. рисунок). На очень больших буграх мы насчитывали 30—40 вертикальных нор, но обычно их бывает не более 15.

За срок примерно в 30 лет (со времени начала промысла на песчаника) малые суслики не могли заметно увеличить общие размеры курганчиков даже в очагах их повышенной численности. Поэтому по соотношению курганчиков различных размеров в отдельных районах обследованной территории мы можем установить относительную длительность и интенсивность их использования желтым сусликом, как это сделал С. Н. Варшавский (1952, 1960) для малого суслика.



Крупный старый курган желтого суслика, сильно измененный деятельностью малых сусликов (хорошо выражены четыре курганчика малых сусликов)

1 — наклонная нора малого суслика, *2* — вертикальная нора малого суслика, *3* — горизонталь; процент проективного покрытия растительности: *4* — 0,5, *5* — 6—20; *6* — 21—50; *7* — 51—80, *8* — 60—75 (целинная растительность)

Мы обследовали довольно однородную по природным условиям и сравнительно небольшую по площади часть ареала желтого суслика, поэтому естественно, что на большей части территории соотношение курганчиков различных размеров сходно. Некоторые отклонения от нормы невелики и определяются, главным образом, характером местообитания: крупные курганчики шириной до 6—7 *м* обычно встречаются небольшими группами (1—3 бугра) на мелких пятнах солонцов среди дерновинно-злаковой растительности. Очевидно, их величина обусловлена тем, что желтые суслики на таких мелких участках постоянно роют норы на одном месте, тогда как в крупных колониях их не ограничивает территория, и они делают норы в разных местах. И действительно, в типичных колониях этих грызунов таких крупных сусликовин, как правило, не бывает. Самые большие бугры, до 9 *м* в поперечнике, всегда представляют собой результат слияния нескольких тесно расположенных выбросов или курганчиков, что хорошо заметно по их форме. Как и менее крупные курганчики желтых сусликов, они встречаются и на периферии современного ареала песчаника (Тще-Айрык, Тас-Уткуль) и вдали от его границы (Джабасак, Карашатау и др.). Только в комплексных степях Северных Мугоджар (южнее оз. Бель-Копа до

р. Бала-Талдык) мы нигде не встречали курганчиков этих зверьков диаметром больше 4 *м*. По-видимому, эту часть ареала желтые суслики заселили позже остальной территории.

Приведенные материалы позволяют считать, что на территории совместного обитания желтого и малого сусликов в западной части Тургайского плато и в степях Северных Мугоджар малый суслик до недавнего времени был повсюду малочислен, так как все пригодные местообитания занимал песчаник. Однако этот вид обитает на территории желтого суслика, видимо, давно, поскольку занимаемая им зона весьма обширна и простирается далеко на восток и на юг. Желтый суслик, по-видимому, издавна довольно плотно и равномерно населял всю северо-восточную часть современной Актюбинской обл., о чем можно судить по одинаковому соотношению курганчиков различных размеров в колониях этого вида. Сокращение численности желтого суслика вследствие неумеренного промысла привело к заселению его бывших колоний и курганчиков малым сусликом и к увеличению численности этого зверька. Этот процесс смены фоновых видов сухих степей и полупустынь наиболее ярко выражен в местах с постоянным населением людей. В местах, слабо измененных деятельностью человека, вдали от населенных пунктов, малый суслик до сих пор крайне редок. Сохранили прежний облик и некоторые хорошо населенные колонии желтых сусликов, где в последние годы промысел ведется слабо.

ЛИТЕРАТУРА

Беляев А. М., 1955. Суслики Казахстана, Тр. Респ. ст. защ. раст., т. 2, Алма-Ата.

Варшавский С. Н., 1952. Современные методы учета численности сусликов и больших песчанок, В кн. «Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных», Изд-во АН СССР, М.— 1960. Географические особенности строения и возраста поселений малого суслика и их связь с историей ареала вида. Матер. к конф. по вопр. зоогеогр. суши, Тезисы докл., Алма-Ата.

Гринберг В. Б., Калабухов Н. И. и Никольский Г. В., 1930. Результаты обследования промысла суслика-песчаника в районе Иргиза-Тургая. Пушное дело, № 2.

Лавренко Е. М., 1956. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн. «Растительный покров СССР». Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР», Изд-во АН СССР, т. 2.

Наумов С. П., Спангенберг Е. П., 1929. О промысле песчаника в приаральских районах, Пушное дело, № 7.

PECULIARJTIES OF THE DISTRIBUTION OF CITELLUS PYGMAEUS PALL. AND C. FULVUS LICHT. IN THE REGIONS OF THEIR JOINT DWELLING

Yu. A. DUBROVSKY

Institute of Geography, USSR Academy of Sciences (Moscow)

Summary

In the steppes and semi-deserts of western portion of the Turgai plateau and northern Mugodzhar, Citellus pygmaeus Pall, and C. fulvus Licht. are dwelling in the same biotopes. C. pygmaeus avoid settling in the areas where C. fulvus are abundant. Therefore, up to the recent time, C. pygmaeus were scanty everywhere. C. fulvus, on the contrary, were settled on the whole territory rather densely and evenly. During the recent 2—3 decades the population of C. fulvus was strongly decreased under the effect of their catches.— Now the former colonies of these rodents are inhabited by C. pygmaeus.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

О РАЗМНОЖЕНИИ БОЛЬШИХ ПЕСЧАНОК (RHOMBOMYS OPIMUS LICHT.)

М. Н. ЛЕОНТЬЕВА

Среднеазиатский научно-исследовательский противочумный институт (Алма-Ата)

Размножение — один из основных процессов, определяющих численность,— рассматривается во многих работах по экологии больших песчанок (Rhombomys opimus Licht.). Все исследователи изучали размножение этих зверьков в природе. Они пришли к выводу, что одна самка приносит по два помета в год, причем вторая беременность совмещается с лактацией (Камбулин, 1941; Шеханов, 1954). Авторы некоторых работ указывают на возможность третьей беременности (Бурделов. 1951; Касаткин, 1954; Булыгинская и Поляков, 1958 и др.). Предполагают, что беременность длится 20—25 суток (Камбулин, 1941; Бурделов, 1953). Время сохранения плацентарных пятен в матке и возможность определения количества выводков по ним на полевых материалах не установлены. В работах П. А. Свириденко (1958) и Н. В. Тупиковой (1958) показано, что сроки сохранения плацентарных пятен у различных видов грызунов не одинаковы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В апреле-мае 1956 г. в Балхашском р-не Алма-Атинской обл. были отловлены беременные самки больших песчанок и молодняк в возрасте 20—30 суток. В Баканасском противочумном отделении из них был организован небольшой питомник. Он размещался в саманном доме с земляным полом; помещение освещалось естественным светом и постоянно проветривалось. В теплый период года температура в помещении отражала основные изменения ее в природе. Зимой она поддерживалась на уровне 5—10°. Большую часть года корм состоял из веточек саксаула, терескена, сухих зерен овса. К ним добавлялись травянистые солянки и свекольная ботва (последнюю песчанки ели неохотно). Зимой зеленый корм заменялся клеверным сеном и свеклой. В жару песчанки охотно пили предлагавшуюся им два-три раза в неделю воду.

Зверьков содержали в клетках размером 60×40×40 *см* со вставленными внутрь ящиками-гнездами. Материалом для гнездовой подстилки служили низкосортное сено или солома. Молодняк отсаживали от родителей обычно после появления нового помета. При таких условиях содержания в период размножения не было гибели взрослых зверьков.

Размножение изучалось в 1956—1958 гг. Под наблюдением находилось 39 самок, от которых было получено 60 пометов. Длительность беременности удалось определить в 28 случаях. Отмечались время родов, количество детенышей в помете, спаривание (визуально). Матки забитых зверьков описывали и фотографировали.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ БЕРЕМЕННОСТИ И ПЛОДОВИТОСТЬ

Плодовитость больших песчанок изучалась на семи семьях, живших постоянными моногамными парами. Две семьи были сформированы в марте 1957 г. Обе самки из этих семей погибли той же осенью. Остальные семьи сложились в марте 1958 г., а в декабре все зверьки из них были забиты в связи с прекращением опытов. Период размножения зверьков продолжался с апреля по сентябрь. У двух особей, принесших по три помета, наблюдался перерыв в размножении: после второго

помета у одной самки и дважды — после первого и второго пометов — у другой. У остальных пяти самок лактация всегда совмещалась с последующей беременностью. Из них три самки имели по четыре помета, одна — пять пометов и одна — три помета. Большинство пометов состояло из четырех-пяти детенышей. От каждой самки за период размножения было получено 14—20 детенышей, а от принесшей пять пометов — 30 детенышей.

Многие исследователи (Камбулин, 1941; Бурделов, 1953, и др.) предполагают, что повторное спаривание у больших песчанок происходит вскоре после родов, отчего последующая беременность совмещается с лактацией. Для уточнения этого от восьми самок через несколько часов после рождения первого помета были отсажены самцы. Шесть из этих самок принесли второй помет. От одной самки самец был убран лишь на третьи сутки. Несмотря на это, самка не принесла второго помета. Таким образом, наши материалы подтверждают, что спаривание у песчанок происходит в первые часы после родов.

Продолжительность беременности у кормящих и некормящих самок больших песчанок была различна. Беременность у некормящих самок продолжалась не более 24 суток. Через этот срок принесла первый помет самка, от которой самец был отсажен сразу после замеченного спаривания. У трех других особей первые роды наступили также на 24-е сутки после подсадки самцов. Такую же продолжительность имела вторая беременность, наступившая у одной самки после окончания лактации (спаривание наблюдалось лишь на 28-е сутки после рождения первого помета). Имеющиеся в литературе сведения о продолжительности беременности (Камбулин, 1941; Бурделов, 1953) относятся к нелактирующим зверькам.

Продолжительность совмещенной с лактацией беременности определялась на двух группах самок. Первая группа состояла из шести самок, от которых были убраны самцы (как указывалось выше), вторая — из семи семей, живших постоянными моногамными парами. Во второй группе началом совмещенной с лактацией беременности мы считали день рождения предыдущего помета. Для части этих зверьков покрытие в день родов подтверждено визуально. Продолжительность беременности у самок из обеих групп изменялась в одинаковых пределах. Как правило, она равнялась 29—34 суткам, реже несколько превышала этот срок или была короче, но всегда продолжалась больше срока не совмещенной с лактацией беременности. Наибольшая про-

Таблица 1

Зависимость продолжительности беременности у кормящих самок от веса, возраста, количества детенышей в пометах и длительности лактационного периода

Показатели	Продолжительность совмещенной с лактацией беременности в сутках		
	26—28	29—34	35—44
Количество детенышей (от—до)			
а) в предыдущем помете	4—6	1—7	2—4
б) в данном помете	5—7	1—8	2—5
Число случаев беременности, совмещенной			
а) с лактацией нормальной продолжительности	3	11	3
б) с лактацией, прерванной на 10—12 суток	0	5	1
Число случаев беременности в возрасте			
а) 1—1,5 года	2	12	3
б) 2—2,5 года	1	4	1
Вес самок после родов			
а) средний	294	249	243
б) максимальный и минимальный	324—255	323—200	271—212

должительность беременности (до 44 суток) была у двух самок, от одной из которых самец был отсажен в день первых родов.

У песчанки, принесшей пять пометов, совмещенная с лактацией беременность длилась от 26 до 33 суток (соответственно 26, 29, 28 и 33). Такое же увеличение длительности последующей беременности на 1—4 дня, как правило, наблюдалось и у остальных особей. Таким образом, у одной и той же самки продолжительность совмещенной с лактацией беременности была непостоянна и имела тенденцию к увеличению в последующих пометах.

Из табл. 1 видно, что продолжительность беременности кормящих самок не зависела от количества детенышей в пометах и возраста самок, а также не уменьшалась при сокращении лактационного периода вследствие гибели детенышей в возрасте более 10 суток (случаев прекращения лактации раньше 10 суток не было). Самой короткой беременность была у наиболее тяжелых зверьков.

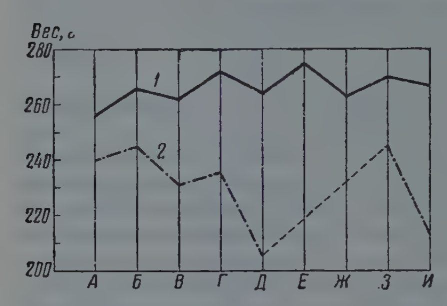


Рис. 1. Изменения в весе самок больших песчанок, размножавшихся непрерывно и имевших перерывы в размножении

1 — непрерывно размножавшиеся особи; *2* — зверьки, имевшие перерыв (обозначен пунктиром) в размножении; *А* — перед началом размножения, *Б* — конец первой беременности, *В* — лактация после первых родов, *Г* — конец второй беременности, *Д* — лактация после вторых родов, *Е* — конец третьей беременности, *Ж* — лактация после третьих родов. *З* — конец последней беременности, *И* — лактация после последних родов.

Для особей, размножавшихся непрерывно, последняя беременность — четвертая, для размножавшихся с перерывом — третья

Из рис. 1 видно, что особи, имевшие наибольший вес, размножались непрерывно. Вскоре после родов их вес несколько уменьшался, но к концу последующей лактации, совмещенной с беременностью, он возрастал. Только во время последней лактации, не совмещенной с беременностью, не наблюдалось увеличения веса. Таким образом, к концу размножения вес непрерывно размножавшихся самок в среднем оказался даже несколько выше, чем перед размножением. Такое же отсутствие истощения при многократных родах наблюдали Н. В. Тупикова и Ю. Г. Швецов (1956) в природе у молодых самок водяной полевки, размножение которых происходило в период с обильным и полноценным кормом. У больших песчанок, имевших перерывы в размножении, вес понизился уже после первого помета и в дальнейшем не достиг исходной величины. При лактации, не совмещенной с беременностью, уменьшение веса было особенно велико. Эти факты можно объяснить тем, что у многих мелких млекопитающих, в частности, у крыс и мышей, беременность оказывает стимулирующее действие на организм. Она вызывает увеличение веса и роста самок (Slonaker, 1927, 1928; Bogart, Sperling, Barnes, Asdell 1940 и др.[1]). При лактации, напротив, разрушается скелет самки независимо от качества корма (Brody and Nesbet, 1938; Richter and Barelare, 1938 и др.[1]). Очевидно, при совмещении беременность смягчает неблагоприятные последствия лактации.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ СОХРАНЕНИЯ ПЛАЦЕНТАРНЫХ ПЯТЕН

Для изучения продолжительности сохранения плацентарных пятен в разные сроки после родов было забито 22 однажды родивших самки и 12 самок, принесших более одного помета. У большинства зверьков, забитых на 1—20-е сутки после родов, лактации не было вследствие

[1] Приводятся по Брус и Ист (H. M. Bruce and J. East, 1956).

Таблица 2

Внешний вид маток самок больших песчачок, принесших один помет

Время, прошедшее после рожденья	Самок с количеством плацентарных пятен				Внешний вид места прикрепления плаценты к матке	Описание матки	Гиперемия сосудов
	соответствующим количеству детенышей	бо́льшим, чем количество детенышей	меньшим, чем количество детенышей	плацентарные пятна отсутствуют			
1 сутки	1	—	—	—	Крупные кровяные сгустки	Сильно увеличена, равномерно расширена, видны продольные мышечные волокна	Сильная
3 суток	1	—	—	—	Кровяные сгустки, сильно растягивающие стенки матки	Сильно увеличена, четкообразно расширена; видны продольные мышечные волокна	»
5 суток	2	—	—	—	Кровяные сгустки или черные бугорки, растягивающие стенки матки	Много длиннее нормальной; сильно расширена, с утолщенными стенками; продольные мышечные волокна не видны	»
9 суток	1	—	—	—	Беловато-желтоватые бугорки	Нормальной величины с утолщенными стенками	Менее сильная
10—22 суток	4	—	—	—	Беловато-желтоватые бугорки и плацентарные пятна у одной и той же самки	Нормальной величины с утолщенными или полупрозрачными стенками	Слабая
23 суток — 3 мес.	3	—	—	—	Крупные черные или бледнеющие планцентарные пятна	Нормальной величины; может быть несколько расширена, может иметь серую окраску	Слабая или отсутствует
4—6 мес.	—	1	2	—	Черные и серые пятна, одинаковые или разной величины и интенсивности окраски	То же	То же
10 мес. — 1 год	1	—	1	3	Мелкие, слабо заметные пятна или черный пигмент по всей матке	» »	» »
Более 1,5 лет	—	—	1	1	Крупные черные и мелкие серые пятна встречены у одной самки	» »	» »

гибели детенышей в день родов. Сокращение матки у этих зверьков проходило, видимо, так же, как у кормивших песчанок, забитых нами на 5-е и 9-е сутки после родов. Очевидно, эти материалы дают представление о процессе сокращения матки. Они показывают, что матка была сильно расширена и увеличена в первые 5 дней. На местах прикрепления эмбрионов имелись крупные сгустки крови, к 5-м суткам принявшие вид черных бугорков. К 9-му дню они приобрели беловато-желтоватый цвет. По их рассасывании (10—22-е сутки) на матке остались крупные темные плацентарные пятна. Бугорки рассасывались неодновременно и встречались вместе с пятнами. Их сумма равнялась количеству родившихся детенышей. Позже 22-х суток встречались только плацентарные пятна. У однажды рожавших самок в период со дня щенения до 3 мес. количество кровяных сгустков и бугорков, а позже — плацентарных пятен соответствовало количеству родившихся детенышей. Через 4 мес. количество плацентарных пятен, как правило, уже не соответствовало числу родившихся детенышей. На матках имелись пятна различной величины и интенсивности окраски. Очевидно, в эти сроки плацентарные пятна начинали рассасываться. Через 10—12 мес. у трех самок они исчезли. У остальных зверьков пятна различной величины и интенсивности окраски сохранялись более 1,5 лет (табл. 2). Плацентарные пятна на матке повторно рожавших самок, вероятно, начинали рассасываться раньше, чем у самок, принесших один помет. Уже через 1—2 мес. после последнего помета у некоторых дважды рожавших самок пятна от разных пометов имели одинаковую величину и интенсивность окраски. На матке особей, принесших 3—5 пометов, иногда были заметны пятна двух размеров и разной интенсивности окраски. У некоторых песчанок подсчет пятен был затруднен. Они образовывали прерывистую черную линию вдоль обоих рогов матки. У отдельных особей вся матка была густо пигментирована. Гиперемия сосудов во все сроки наблюдения была выражена в разной степени. Количество плацентарных пятен у всех дважды рожавших самок не соответствовало общему числу детенышей. Оно было несколько большим или меньшим (на одно — четыре пятна). У особей, принесших более двух пометов, пятен, как правило, было значительно меньше, чем общее число детенышей (на 8—11 шт.). Тот же вывод можно сделать при сравнении количества наиболее ярких и крупных пятен и числа детенышей в последнем помете.

Р. В. Клер (1949) высказывает предположение, что у многих видов млекопитающих так же, как у лисиц, плацентарные пятна могут оставаться на месте образования стерильных плацентом. Для проверки этого предположения в июне-июле мы забили пять не рожавших, но вполне половозрелых самок больших песчанок в возрасте 1 года — 1 года 2 месяцев. К четырем из них самцов не подсаживали. Их матки не имели следов плацентарных пятен. На матке пятой песчанки отмечено пять серых четких пятен. Так как эта самка некоторое время содержалась с самцом, нельзя исключить не сопровождавшуюся родами полную резорбцию эмбрионов как причину появления пятен.

ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ

Для больших песчанок типично совмещение лактации и беременности, что предельно повышает потенциальную возможность к размножению у этих зверьков. Однако количество возможных пометов несколько снижается за счет увеличения продолжительности беременности у кормящих особей. Это, очевидно, не является следствием содержания песчанок в неволе. На рис. 2 приводятся результаты исследо-

вания 130 самок больших песчанок, выловленных в 1954 г. в окрестностях с. Баканас в одной стации. На рисунке видно, что второй пик количества беременных самок отодвинут от первого на 40 дней (материал сгруппирован подекадно).

Подобное удлинение беременности у лактирующих самок многих видов млекопитающих вызывается задержкой имплантации яйцеклетки (Киркхэм, 1916; приводится по Тупиковой, 1947). Оно хорошо изучено на примере крыс и мышей. Стадия до нидации у этих грызунов увеличивается в непрямой зависимости от количества сосущих детенышей. Такая зависимость выявилась только на материале в несколько сотен зверьков (Bruce and East, 1956). Возможно, подобная же зависимость имеется и у больших песчанок, но на наших небольших материалах ее обнаружить не удалось.

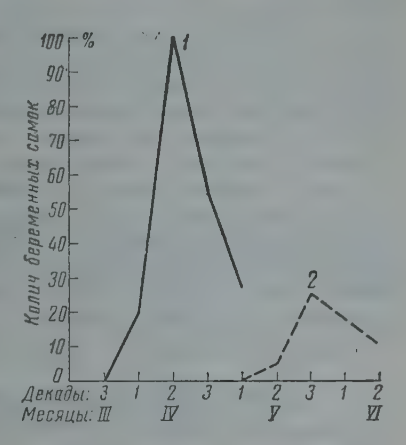


Рис. 2. Количество беременных первый и второй раз самок больших песчанок, отловленных в окрестностях с. Баканас

1 — самки, беременные первый раз; 2 — самки, у которых наряду с эмбрионами отмечены отчетливые, крупные плацентарные пятна

Как известно, у большинства видов млекопитающих при не совмещенной с лактацией беременности яйцеклетка имплантируется на 6—8-е сутки. Мы предположили, что большие песчанки не составляют исключения. По сравнению с не совмещенной с лактацией беременностью у кормящих самок этих песчанок имплантация задерживается на 5—10 суток. Приведенные расчеты позволяют предположить, что у них яйцеклетка имплантируется приблизительно на 11—18-е сутки после спаривания. Лактация к этому времени не заканчивается. Однако, по нашим наблюдениям, молодняк питается одним молоком только до 13—15 суток. С этого времени до 17—18 суток детеныши подкармливаются травой. С 18—20 суток основой питания становятся трава и семена, которые поедаются охотно и в больших количествах.

Таким образом, благодаря задержке имплантации, лактация в период, когда она наиболее важна для жизни детенышей, совмещается лишь с самыми начальными стадиями беременности, не требующими, видимо, существенной перестройки организма. Поэтому такие отличные процессы, как лактация и беременность, при совмещении не мешают друг другу. Этим же можно объяснить описанный (Ellinger, Duckworth, Dalgarno and Quenouille, 1952; приводится по Bruce and East, 1956) факт, когда лактация, совмещенная с оказывающей весьма благоприятное воздействие на организм беременностью, вызывает такое же разрушение скелета самок, как и у небеременных особей. Это предположение объясняет опыты Брус и Ист (1956), в которых наблюдалось сокращение количества детенышей в помете и повышенная смертность молодняка мышей в случаях, когда совмещенная с лактацией беременность длилась такой же срок, как и первая беременность.

В наших опытах не наблюдалось полного совпадения сроков беременности у лактирующих и нелактирующих самок, хотя у самых крепких и жизнеспособных длительность беременности приближалась к таковой нелактирующих особей (26—28 суток вместо 24). Неблагоприятных последствий этого не отмечено. Вероятно, сроки имплантации зависят от физиологического состояния зверьков. Необходимо

подчеркнуть, что к 11—18 суткам матка песчанок сокращается до нормальной величины и кровяные сгустки на местах прикрепления эмбрионов предыдущей беременности рассасываются почти полностью (см. табл. 2).

Большие песчанки, очевидно, хорошо приспособлены к совмещению лактации и беременности: к концу размножения вес непрерывно размножавшихся зверьков и количество детенышей в последних пометах не уменьшались, мертворожденных не было как в первых, так и в последних пометах. Следует допустить, что в исключительные годы, когда в природе складываются особо благоприятные условия для жизни больших песчанок, эти зверьки за сезон размножения могут принести более трех пометов. Поэтому для оценки размножения и условий существования песчанок в конкретном году очень важно определение количества родившихся от каждой особи пометов. К сожалению, пользуясь методикой подсчета плацентарных пятен, нельзя установить числа принесенных самкой пометов. Сделанные Н. В. Тупиковой (1958) и П. А. Свириденко (1958) выводы о неодновременности исчезновения пятен от одного помета, о большой изменчивости их окраски и величины у различных особей одного вида полностью подтверждаются нашими материалами. В табл. 3 представлены сроки сохранения пятен у однажды рожавших самок различных видов грызунов.

Таблица 3

Сроки сохранения плацентарных пятен у однажды рожавших самок различных видов грызунов

Виды	Срок видимости плацентарных пятен в месяцах	Автор
Apodemus agrarius Pall.	5	Свириденко, 1958
A. flavicollis Melch.	5	» »
Clethrionomys glareolus Schreb.	2	» »
Microtus arvalis Pall.	1,5	» »
Arvicola terrestris L.	6—7	Тупикова, 1958
Lagurus lagurus Pall.	5	» »
Meriones tamariscinus Pall.	1,5	Ралль, 1939
M. meridianus Pall.	3	» »
Rhombomys opimus Licht.	3	Наши данные

Из таблицы видно, что только у мышей, пеструшек и водяной полевки они сохраняются достаточный срок для обнаружения более двух пометов. У остальных видов, исходя из срока сохранения пятен, можно подсчитать лишь два помета. К тому же наши небольшие материалы позволяют предполагать в отличие от данных Н. В. Тупиковой (1958), что у неоднократно рожавших самок некоторых видов, в частности, большой песчанки, пятна рассасываются быстрее, чем у принесших один помет особей. Поэтому мы считаем, что с помощью методики подсчета плацентарных пятен можно достоверно выделить не участвовавших в этом году в размножении больших песчанок, принесших один помет (если со времени щенения прошло не более трех месяцев), беременных повторно, а также ощенившихся повторно, если бугорки от последнего щенения не успели рассосаться.

Сокращение матки после родов у больших песчанок идет медленнее, чем у пеструшек (Тупикова, 1958). В деталях оно нами не изучено.

Поэтому для больших песчанок можно составить лишь предварительную схему для определения прошедшего с момента родов времени.

1—5 суток. Матка сильно расширена и увеличена. На местах прикрепления эмбрионов имеются крупные сгустки крови.

6—8 суток. Матка нормальной величины, но с утолщенными стенками. Кровяные сгустки имеют вид небольших черных бугорков.

9—20 суток. Стенки матки могут быть утолщены. На местах прикрепления эмбрионов встречаются беловато-желтоватые бугорки вместе с плацентарными пятнами.

20 суток — 3 мес. На матке принесших один помет песчанок имеются одинаковой величины и интенсивности окраски плацентарные пятна в количестве, соответствующем числу детенышей в одном помете.

Свыше 4 мес. у имевших один помет и свыше 20 суток у неоднократно рожавших самок — пятна различной или одинаковой величины и интенсивности окраски имеются в количестве, не соответствующем числу детенышей в одном помете. Иногда вся матка пигментирована.

ВЫВОДЫ

1. Большие песчанки вследствие полиэстральности за сезон размножения могут приносить до пяти пометов, так как у них при благоприятных для размножения условиях широко распространено совмещение лактации и беременности.

2. Продолжительность беременности у нелактирующих самок равна 24 суткам, у кормящих она всегда больше и обычно составляет от 29 до 34 суток.

3. Изменения матки после родов имеют определенные фазы, по которым можно устанавливать время последних родов у отловленных в природе зверьков.

4. Рассасывание плацентарных пятен у принесших один помет зверьков начинается через 3—4 мес. после родов. Пятна, оставшиеся после рождения одного помета, к этому времени приобретают различную величину и интенсивность окраски. У неоднократно щенившихся песчанок рассасывание плацентарных пятен наступает раньше. Это ограничивает применение методики подсчета плацентарных пятен для определения количества пометов и числа детенышей в них 3—4 месяцами после начала размножения.

5. При оценке размножения больших песчанок в природе в связи с их полиэстральностью особое значение приобретает определение количества пометов, принесенных одной самкой за сезон размножения. Однако доступной при сборах массового материала методики определения количества пометов у каждой самки в настоящее время нет.

ЛИТЕРАТУРА

Бубыгинская М. А. и Поляков И. Я., О размножении большой песчанки в пустынных районах Южного Казахстана, Биол. основы борьбы с грызунами, Изд ВАСХНИЛ.

Бурделов А. С., 1951. К экологии большой песчанки Rhombomys opimus Licht., Вопр. краев., общ. эксперимент. паразитол. и мед. зоол., т. VII, М.— 1953. Материалы по размножению большой песчанки, Тр. Ин-та зоол., т. II, АН КазССР.

Камбулин Е. А., 1941. Материалы по экологии большой песчанки в Казахстане и меры борьбы с ними, Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 1, Изд. Алма-Атинск. противочумн. ст.

Касаткин Б. М., 1954. Большая песчанка в Казахстане и борьба с нею, Автореф. канд. дис., Алма-Ата.

Клер Р. В., 1949. Желтые тела и следы плаценты у лисицы, их число и распределение, Тр. Моск. пушно-мех. ин-та, т. II.

Ралль Ю. М., 1939. Введение в экологию полуденных песчанок (Pallasiomys meridianus Pall.), Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XVIII, вып. 1—2, Саратов.

Свириденко П. А., 1958. К методике определения величины выводка у грызунов по плацентарным пятнам, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, т. XIII, вып. 2.

Тупикова Н. В., 1947. Экология домовой мыши средней полосы СССР, Сб. «Фауна и экология грызунов», Матер. к позн. фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол.,

вып 8, Матер. по грызунам, вып. 2.— 1958. Длительность сохранения плацентарных пятен у степных пеструшек, Зоол. ж., т. XXXVII, вып. 2.
Тупикова Н. В. и Швецов Ю. Г., 1956. Размножение водяной крысы в Волго-Ахтубинской пойме, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 1.
Шеханов М. В., 1954. Материалы по размножению большой песчанки, В кн. «Тезисы докладов по проблеме «Краевая эпидемиология и природная очаговость болезней человека»».
Bruce H. M. and East J., 1956. Number and Viability of Young from Pregnancies Concurrent with Lactation in the Mouse, J. Endocrinol., 14.

ON THE REPRODUCTION OF RHOMBOMYS OPIMUS LICHT.

M. N. LEONTYEVA

Central Asiatic Research Anti-Plague Institute (Alma-Ata)

Summary

The reproduction of Rhombomys opimus Licht. was studied in a nursery. 3—5 litters were cast per female during the breeding season. The subsequent pregnancy almost always coincided with lactation. In most animals pregnancy takes 29—34 days. Pregnacy without lactation took no more than 24 days. An increase in the duration of pregnancy with lactation can be explained by a delay in the egg-cell implantation. The time of the casting of litter can be determined by the changes in the uterus. Placental spots began to undergo absorption 3 months after the litter was cast, while in the case of repeated pregnancy this time was even shorter. Therefore, the counting of placental spots can be applied for the determination of the number of the litters cast only 3—4 months after the onset of the reproduction.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

МИГРАЦИИ ВОДЯНЫХ ПОЛЕВОК (ARVICOLA TERRESTRIS L.) И ИХ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ТУЛЯРЕМИЙНЫХ ЭПИЗООТИЙ

В. А. КРАФТ

Целиноградская краевая санитарно-эпидемиологическая станция

В зоологической литературе накоплен довольно большой материал по экологии водяной полевки и ее роли в эпизоотологии туляремии. Тем не менее вопрос миграций водяных полевок в литературе отражен недостаточно (Ходашова и Гибет, 1953; Боженко, 1956; Вишняков, 1957; Фолитарек и Максимов, 1959; Кучерук и др. 1958; Крафт, 1960).

В задачу нашей работы входило изучение переселения водяных полевок в условиях засушливого климата бывш. Акмолинской обл. и их роли в формировании туляремийных эпизоотий.

Основные наблюдения проводились в 1956 и 1957 гг. с апреля по октябрь (по 5 дней в каждом месяце) в Кургальджинском р-не на юго-восточном берегу оз. Кургальджин Общая площадь этого озера не превышает 370 *км*², длина береговой линии — около 187 *км*. Уровень воды подвержен многолетним колебаниям (Владимирская и Меженный, 1952). В 1955 засушливом году многие плесы этого озера пересыхали. В 1956 гг. уровень воды несколько повысился, а в 1957 г.— достиг нормального горизонта. Мелководные участки и пологие берега озера, по данным П. В. Домчарова (1935), на 60—80% покрыты зарослями тростника и рогоза, причем рогоз занимает 10%, а тростник — 85%, и только 5% площади озера занимает другая гидрофильная растительность. Эти тростниковые займища являются основными местами обитания водяных полевок, где наибольшая их численность отмечается у кромки воды.

Участок, на котором проводились наблюдения, представляет собой полуостров. вдающийся в восточное побережье озера с севера на юг (рис. 1 и 2).

Этот полуостров отрезает четыре озера, которые (кроме оз. Жарсуат) в прибрежной зоне заболочены, покрыты богатой гидрофильной растительностью и густо заселены водяными полевками. В 1946 и 1949 гг., когда наблюдались высокие весенние и отчасти летне-осенние паводки, эти озера через протоки соединялись с Кургальджинским озером, в засушливые 1955, 1956 и 1957 годы в июне, июле и августе пересыхали. Наблюдения автора, В. В. Кучерука и др. (1958) показали, что те или иные гидрологические изменения вынуждали водяных полевок переселяться на озера с благоприятным гидрологическим режимом.

Для изучения этих переселений водяных полевок был применен барьерно-капканный метод учета (Крафт, 1960). Травянистые и бестравные сухие протоки между пересыхающими и непересыхающими озерами перегораживались металлическими сетками. Длина такой сетки равна 20 *м*, а высота не превышает 20 *см*; сетка укреплялась в вертикальном положении колышками. В основании сетки с правой и левой ее сторон через 2 *м* расставляли 20 капканов № 0, которые проверяли два раза в сутки. По количеству попаданий водяных полевок с той или иной стороны сетки можно было судить о направлении и активности их передвижений.

В результате применения шести 20-метровых барьеров с 20 капканами в каждом был собран материал, характеризующий сезонные перекочевки водяных полевок, сведенный в табл. 1.

Как видно из таблицы, в течение 2 лет наблюдались три основных типа перекочевок водяных полевок:

1. Весенние перекочевки на возвышенные незатопляемые участки берега, вызванные подъемом воды (в табл. 1 отмечены одной звездочкой).

Таблица 1

Попадаемость водяных полевок в капканы барьерно-капканной системы

№ системы	Названия стаций	Расположение барьерно-капканных систем	Колич. пойманных водяных полевок															
			22—26. IV		4—8. V		20—24. VI		14—18. VII		1—5. VIII		13—17. IX		11—15. X		Всего за сезон	
			1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957
1	Заросли тростника у коренного берега непересыхающего озера и около устья сухой протоки, соединяющей пересыхающие озера	Со стороны берега и сухой протоки	0	1	1	2	3**	5**	3**	6**	9**	13**	2**	3**	1**	8**	19	38
		Со стороны озера и тростниковых займищ	18*	26*	0	11***	6***	7***	9***	12***	13***	26***	15***	19***	26***	15***	87	116
2	Протока (0,5 *км*) без травостоя между пересыхающим и непересыхающим озерами (пересыхание с июля по август)	Со стороны пересыхающего озера	0	0	0	0	0	0	0**	3**	3**	10**	1**	3**	0**	1**	4	17
		Со стороны непересыхающего озера	0	0	0	0	0	0	0	0	0***	2***	1***	5***	2***	7***	3	14
3	Травянистая протока между непересыхающими озерами	Со стороны Малого озера	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		Со стороны Большого озера	2*	7*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	7

Таблица 1 (продолжение)

№ системы	Названия стаций	Расположение барьерно-капканных систем	Колич. пойманных водяных полевок															
			20–26.VI		4–8.V		20–24.VI		14–18.VII		1–5.VIII		13–17.IX		11–15.X		Всего за сезон	
			1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957	1956	1957
4	Травянистая протока (0,5 *км*) между пересыхающим и непересыхающим озерами (пересыхание) с июля по август)	Со стороны пересыхающего озера	0	0	0	0	0**	2**	6**	11**	9**	14**	1**	3**	0**	3**	16	33
		Со стороны непересыхающего озера	15*	22*	0	0	0	0	1***	5***	4***	9***	6***	7***	11***	23***	37	66
5	Увлажненные тростниковые займища в 300 *м* от коренного берега и в 150 *м* от р. Нуры	Со стороны коренного берега р. Нуры	19*	20*	0	1	0	1	1**	0**	2**	2**	2**	1**	0**	1**	24	26
		Со стороны центральных тростниковых займищ	1	0	5***	6***	8***	23***	11***	27***	19***	29***	22***	25***	25***	28***	91	138
6	Травянистая протока (500 *м*) между пересыхающим и непересыхающим озерами (пересыхание с июня по август)	Со стороны пересыхающего озера	0	0	0	1	0	3**	9**	10**	9**	17**	2**	4**	0**	3**	20	38
		Со стороны непересыхающего озера	16*	27*	1	0	1	1***	4***	6***	5***	10***	11***	15***	17***	19***	55	78
																Всего за год:	358	572

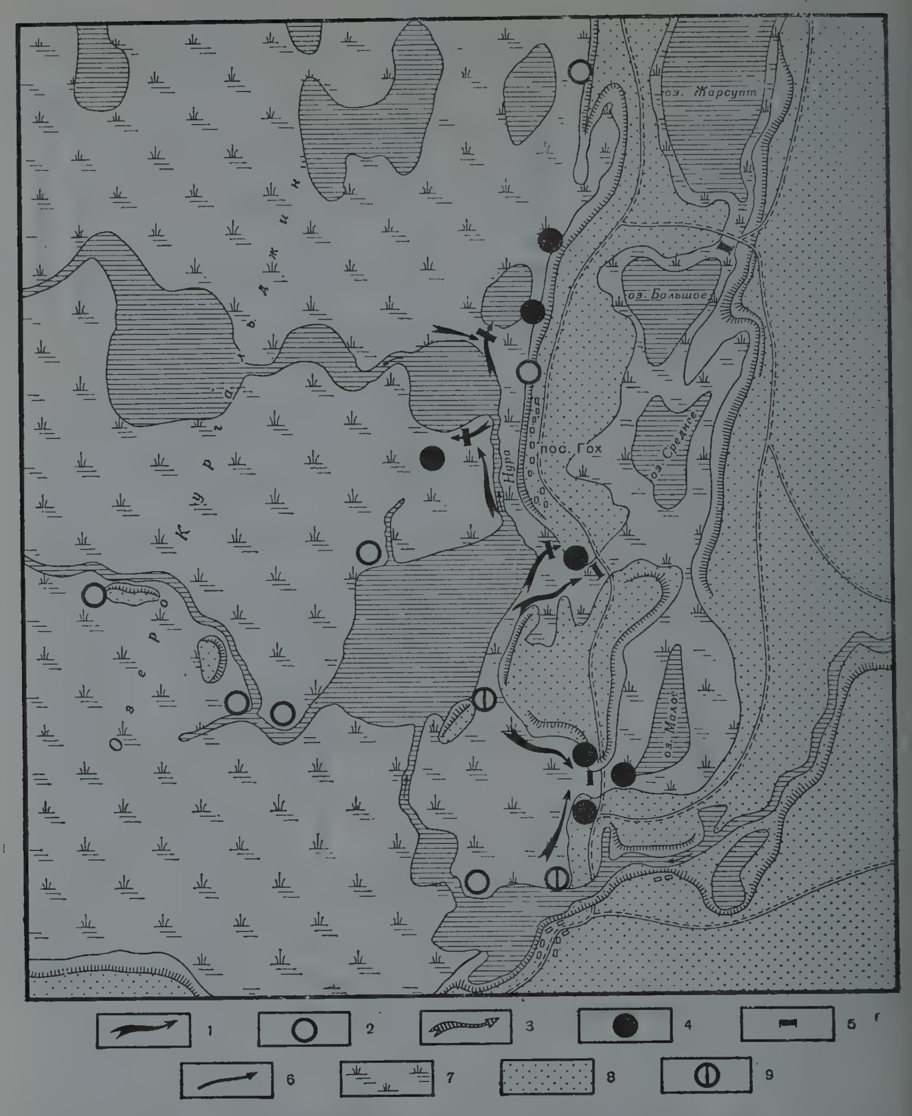


Рис. 1. Весенние переселения водяных полевок на возвышенные участки берега и локализация туляремийных эпизоотий

1 — весеннее направление кочевок, 2 — культура возбудителя туляремии не выделена, 3 — направление летне-осенних перекочевок из центральных тростниковых займищ к берегам, 4 — культура возбудителя туляремии выделена, 5 — барьерно-капканная система 6 — направления летних перекочевок с пересыхающих озер, 7 — тростниковые займища, 8 — участки суши, 9 — павшие водяные полевки

2. Летние перекочевки с пересыхающих мелководных водоемов на более многоводные (в табл. 1 отмечены двумя звездочками).

3. Летне-осенние перекочевки из центральных тростниковых займищ к коренным берегам озера на зимовочные места обитания (в табл. 1 отмечены тремя звездочками).

Интенсивнее всего грызуны переселялись в 1957 г., т. е. в год более высокой численности. Наиболее массовыми и продолжительными были летне-осенние передвижения, направленные из центральных тростнико-

вых займищ к коренным берегам озера. На этот тип перекочевок приходится 59,8% попадаемости от суммы уловов во всех системах за 2 года. На летние перекочевки, вызванные пересыханием озер, приходится 20,5%, на весенние перекочевки в период подъема воды — 18,6% и на случайную попадаемость — 1,1%.

Сезонная периодичность переселений в эти два года была примерно одинаковой и в большинстве случаев вызывалась одновременностью смен гидрологических режимов озер и рек в бесснежные периоды.

Эти переселения, вызванные подъемами полых вод, нашли свое отражение в отлове грызунов системами № 1, 3, 4, 5 и 6, расположенными на берегах водоемов или в сухих протоках, соединяющих непересыхающие озера с пересыхающими, т. е. там, где в водоемах наблюдались подъемы весенних вод. Количество грызунов, отловленных со стороны озера с повышающимися уровнями воды, было различным и в основном зависело от высоты подъема воды и от степени заселенности берегов этих водоемов водяными полевками.

Наибольшая попадаемость и активность переселений наблюдались в системах № 1, 4, 5 и 6, где средняя численность водяных полевок была равна 6—9%. Вода на водоемах, вблизи которых располагались эти системы, поднималась в апреле на 50—65 *см* по сравнению с меженью.

На основании данных отлова системой № 3, расположенной в травянистой протоке между непересыхающими озерами, где численность водяных полевок была 3—9%, можно заключить, что переселения из одного озера в другое почти не было, за исключением некоторого притока водяных полевок в апреле со стороны большого озера, где уровень воды поднимался до 25—32 *см.*

Под влиянием этих небольших подъемов полых вод водяные полевки покидали места обитания, расположенные на пониженных участках, и заселяли возвышенную часть берега, а также, пользуясь травянистыми сухими протоками, переселялись по ним к тростниковым прибрежным займищам (рис. 1).

В апреле 1957 г. водяные полевки встречались в погребах и сараях государственного ондатрового хозяйства. Собаки и кошки в апреле 1956 г. за день приносили по 5—9 водяных полевок к жилым помещениям поселка. На берегах озера водяные полевки скапливались под перевернутыми лодками, копнами сена и под другими прибрежными убежищами. Невысокие весенние паводки 1956 и 1957 гг. явились причиной образования небольших скоплений водяных полевок (13—18% попадаемости) на возвышенных участках берега. Несмотря на небольшую концентрацию этих грызунов, туляремийные весенние локальные эпизоотии 1956 и 1957 гг. все-таки возникли и были установлены бактериологическим методом[1] среди водяных полевок (табл. 2), отловленных только на восточном побережье озера. Большого падежа среди этих грызунов не наблюдалось. После спада воды численность водяных полевок уменьшилась и эпизоотия прекратилась. Бактериологическое обследование в июне и июле положительных результатов не дало (табл. 2).

В результате высокого весеннего паводка 1958 г., вызванного прорывом плотины на р. Нуре, которая впадает в оз. Кургальджин, уровень озера поднялся на 80—95 *см*. Водяные полевки в апреле и отчасти в мае начали активно заселять незатопляемые возвышенные участки берега, где в апреле и мае численность этих грызунов достигла 46—63%

---

[1] Бактериологические исследования проводились А. А. Рогачевой. Все девять культур B. tularense выделялись на первом пассаже; по своим культуральным агглютинабильным свойствам были типичными и обладали выраженной вирулентностью.

попадаемости в капканы. В результате этого в мае возникла туляремийная эпизоотия, которая была подтверждена как бактериологически (табл. 2), так и обнаружением падежа среди водяных полевок. Трупы этих грызунов встречались в апреле и мае под копнами тростника и в стогах сена, но только на восточном побережье Кургальджинского озера. Бактериологическое обследование на туляремию 47 водяных полевок, отловленных в мае 1958 г. на островах этого озера в 2—3 *км* от берега, положительных результатов не дало. В других участках Кургальджинского озера, в апреле и мае павших зверьков не находили.

Таблица 2

Результаты бактериологических исследований водяных полевок на туляремию в бесснежные сезоны за 3 года

Месяцы	1956 г.		1957 г.		1958 г.	
	Исследовано грызунов	Выделено культур	Исследовано грызунов	Выделено культур	Исследовано грызунов	Выделено культур
IV	19	1	—	—	—	—
V	20	0	18	1	81	5
VI	13	0	54	0	—	—
VII	47	0	16	0	—	—
VIII	—	—	15	1	—	—
IX	19	1	—	—	21	—
Всего	118	2	103	2	102	5

Повторное обследование Кургальджинского озера, проведенное в августе и сентябре 1958 г., показало, что численность водяных полевок сократилась до минимума; их также было мало в октябре 1958 г., в весенне-летний период 1959 г. и только осенью 1959 г. они появились в весьма ограниченном количестве в тростниковых займищах.

Из-за высокой численности водяных полевок в 1958 г. (46—63% попадаемости) весенняя туляремийная эпизоотия возникла сначала на восточном побережье озера, а затем широко распространилась на все озеро и лишь при разрежении численности угасла.

Бесснежные периоды 1956 и 1957 гг. характеризуются как сезоны с недостаточными осадками, в результате чего обмеление водоемов началось довольно рано. В начале июня 1956 и 1957 гг. урез воды на Среднем и особенно Малом озерах отошел от границ зарослей тростника на 3—6 *м*. Водяные полевки, лишившись наиболее излюбленных мест обитания (кромка воды в зарослях тростника), начали покидать эти участки (в мае на 1 *км* маршрута на Среднем и Малом озерах насчитывалось 26 пересечений следов, а в середине июля на этом же маршруте было только 3—6 следов). В капканы систем 2, 4, 6 со стороны пересыхающего озера водяные полевки начали попадаться во второй половине июня, т. е. сейчас же после ухода воды из зарослей тростника. В июле попадаемость продолжала возрастать, а в первой половине августа достигла максимума, затем начала снижаться и в октябре почти совсем прекратилась. Перекочевки водяных полевок, вызванные пересыханием Среднего озера, также были установлены системой № 1, расположенной у коренного берега непересыхающего озера вблизи от устья травянистой протоки, соединяющей Среднее пересыхающее озеро с непересыхающими озерами. Данные о динамике попадаемости водяных полевок в эту систему со стороны берега подобны данным, полученным при помощи системы № 6. По-видимому, грызуны переселялись с пересыхающего озера по сухой травянистой протоке и выходя к берегам непересыхающего озера и продолжая свой путь к урезу воды, попадали в систему № 1 (рис. 2).

Из данных облова системами № 2, 4, 6, расположенными на сухих протоках, а также на берегах непересыхающего озера (система № 1) и в тростниковых займищах в 30 *м* от берега (система № 5), видно, что в течение двух летне-осенних сезонов со стороны непересыхающих озер и центральных тростниковых займищ наблюдался явный приток

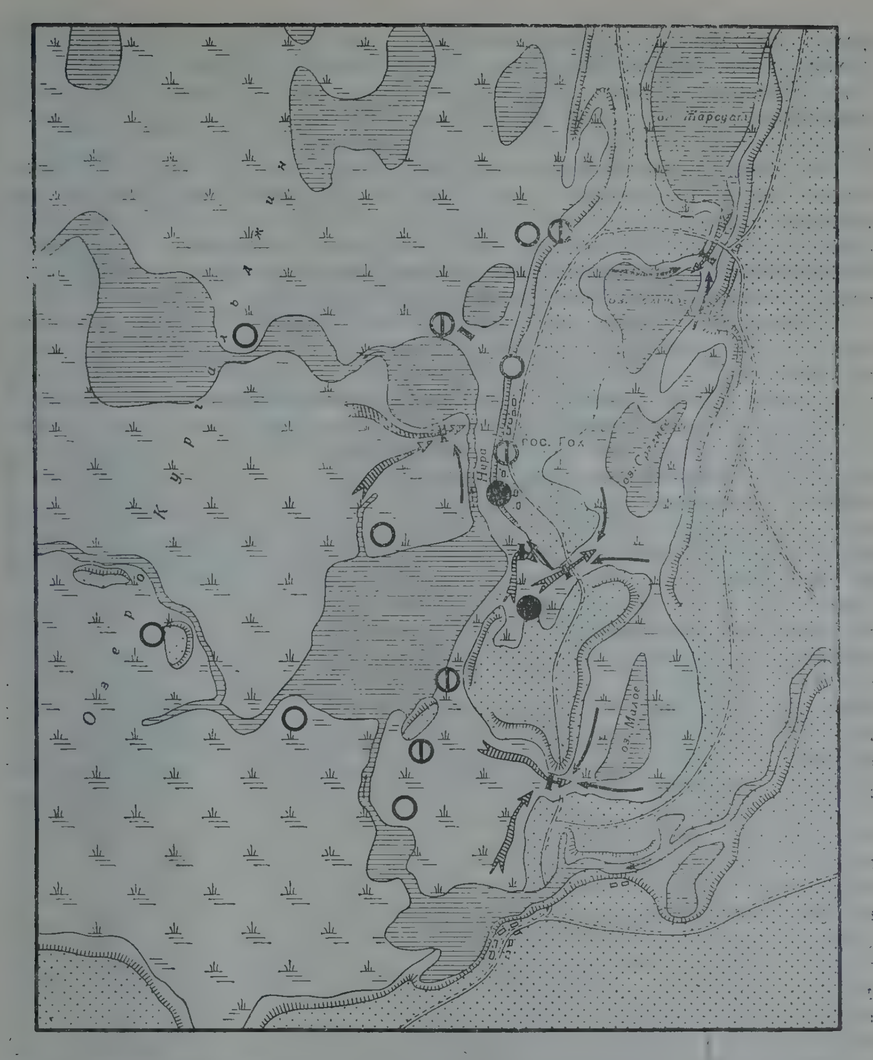


Рис. 2. Летне-осенние переселения водяных полевок с пересыхающих озер на многоводные и из центральных тростниковых займищ к берегам и места нахождения зараженных туляремией зверьков

Условные обозначения те же, что на рис. 1

водяных полевок к коренному восточному берегу оз. Кургальджин на зимовочные места обитания (рис. 2).

Эти массовые и наиболее активные летне-осенние переселения из тростниковых займищ к коренному берегу на зимовочные места обитания, а также переселение водяных полевок с пересыхающих озер на озера с более высоким уровнем воды привели к резкому увеличению численности водяных полевок на восточном побережье оз. Кургальджин. Это и явилось причиной возникновения локальных туляремийных эпизоотий в августе и сентябре 1956—1957 гг. (см. табл. 2), сопровождавшихся большим падежом водяных полевок. При вскрытии павших зверьков селезенки и регионарные железы были резко увеличены. Трупы водяных полевок в августе и сентябре были обнаружены в гнездах, но-

рах, в погребах ондатрового хозяйства, но только на восточном побережье озера. На островах и в сухих займищах, расположенных в 2—3 *км* от берега, падежа водяных полевок не наблюдалось. Падеж водяных полевок не был зарегистрирован и в октябре 1956—1957 гг. на западном и южном побережьях оз. Кургальджин.

Во время августовских и сентябрьских эпизоотий 1956—1957 гг. заболеваемости туляремией среди местного населения не было, так как иммунная прослойка среди него была доведена до 74—85%. Но среди охотников, приезжавших на охоту на оз. Кургальджин, в сентябре 1956 г. было зарегистрировано два случая туляремии, а в 1957 г.— один случай туляремии трансмиссивного характера.

Паразитологическое обследование 323 водяных полевок, проведенное в летние периоды 1956—1957 гг., показало, что индекс обилия преднмагинальных стадий клеща Dermacentor marginatus — переносчиков туляремии (Олсуфьев и др., 1954) оказался наиболее высоким у мигрирующих грызунов (личинок 4,2, нимф 3,9), которые в июле-августе переходили от высыхающих озер к многоводным и обратно. Следовательно, передача туляремийной инфекции от клещей к водяным полевкам и обратно усилилась при этих миграциях. Необходимо отметить, что те водяные полевки, которые были пойманы в системах № 1 и 5 со стороны оз. Кургальджин с тростниковыми займищами, были почти свободны от неполовозрелых фаз клеща (индекс обилия личинок был равен 0,1 нимф — 0,0). Эти наблюдения подтверждаются также осмотром 46 водяных полевок, пойманных в июле-августе 1957 г. на островах в 2—3 *км* от берега, которые оказались свободными от неполовозрелых фаз клеща. Слабое заклещевение водяных полевок, обитающих в тростниковых займищах вдалеке от берега, говорит о том, что практически контакт водяных полевок с личинками и нимфами клеща D. marginatus в этих стациях не осуществляется, следовательно, вероятность передачи туляремийной инфекции от клещей к грызунам и обратно там очень мала.

Кочевки водяных полевок влияли на формирование туляремийных эпизоотий в двух направлениях: с одной стороны, они создавали повышенную концентрацию водяных полевок на коренных берегах непересыхающих озер, а с другой,— в летне-осенние периоды при активных передвижениях водяных полевок с пересыхающих озер к непересыхающим и обратно увеличивали их контакт с неполовозрелыми формами клеща, что способствовало увеличению вероятности передачи туляремии от клещей к водяным полевкам и обратно. Все это вместе взятое вызывало в весенние и летне-осенние периоды туляремийные эпизоотии, которые при низкой численности водяных полевок (1956—1957 гг.) носили локальный характер и возникали в прибрежной зоне, не распространяясь шире. При высокой численности водяных полевок (1958 г.) эпизоотии вначале возникали в прибрежной зоне, а затем распространялись на все озеро.

ЛИТЕРАТУРА

Боженко В. П., 1956. Влияние на некоторые природные очаги туляремии преобразования края проведением оросительной и обводнительной сети, Тр. Ростовск.-на-Дону противочумн. ин-та, т. X, Астрахань.

Вишняков С. В., 1957. Материалы по экологии водяной полевки Центральных областей РСФСР, Сб. «Фауна и экология грызунов» (Под ред. проф. А. Н. Формозова, Изд-во Моск. ун-та).

Владимирская М. И. и Меженный А. А., 1952. Фауна птиц озера Кургальджин (Северный Казахстан), Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. IX, вып. IV.

Домчаров П. Ф., 1935. Озера Карагандинской области, Изв. Геогр. о-ва, т. 67, вып. 6.

Крафт В. А., 1960. Барьерно-капканный метод учета передвижений, водяных полевок, Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 5.

Кучерук В. В., Тупикова Н. В., Пантелеев А. П., Елисеев Л. Н., 1958. Краткий очерк по водяной крысе в Северной части Волго-Ахтубинской поймы, Вопр. эпидемиол. и профилактики туляремии, Медгиз.

Олсуфьев Н. Г., Петров В. Г., Ямолова Н. С., Михалева В. А., Самсонова А. П., Хлюстова А. И., 1954. О роли клеща D. marginatus в поддержании туляремийной инфекции в природном очаге пойменного типа, Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 2.
Фолитарек С. С. и Максимов А. А., 1959. Сезонные кочевки, подвижность и активность водяных крыс, Сб. «Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири». Редактор А. П. Кузякин, Новосибирск.
Ходашова К. С. и Гибет Л. А., 1953. Материалы по экологии водяной полевки, Сб. «Матер. по биогеогр. СССР», АН СССР.

MIGRATIONS OF WATER VOLES (ARVICOLA TERRESTRIS L.) AND THEIR ROLE IN THE FORMATION OF EPIZOOTIES OF TULAREMIA

V. A. KRAFT

Sanitary Epidemiological Station of Tselinograd Territory

Summary

Three types of migrations of water voles were distinguished as follws: 1) spring migrations to elevated non-flooded areas of river banks caused by a rise of flood-waters; 2) summer migrations from drying out shallow waterbodies to deeper ones; 3) summer-autumnal migrations from central reed beds along the shores to the true shores of the lake.

Migrations of water voles bring about an increased rodent concentration on true shores of lakes which do not dry out.

During summer-autumnal period of active migrations of water voles from drying out lakes to those that do not dry out and back again their contact with immature phases of the tick Dermacentor marginatus increased.

All these factors contributed to the rise of spring and summer-autumnal epizooties of tularemia which, the population of water voles being low (1956—1957), were of local character, while in the case of high population of these rodents (1953) expanded over the whole lake.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

SOMATOCHLORA SAHLBERGI TRYBOM (ODONATA, INSECTA) В ЮЖНОЙ СИБИРИ

Б. Ф. БЕЛЫШЕВ и Н. ОВОДОВ

(Иркутск)

Somatochlora sahlbergi Trybom принадлежит к тем редким видам насекомых, которые известны лишь по единичным встречам. По экземплярам из окрестностей сел Плахино (68°55′) и Дудинки (69°25′) на р. Енисее шведский энтомолог Трибом (F. Trybom, 1889) описал новый вид зеленотелки.

В 1917 г. Кеннеди (C. H. Kennedy, 1917) описал с Аляски (р. Кусковим) новый вид — S. walkeri Kenn., который Уолкер (E. M. Walker, 1925) свел в синонимы вида S. sahlbergi Trybom.

В 1931 г. Валле (I. Valle, 1931) дал описание этого вида по материалам из северной Финляндии. Этот автор упоминает еще экземпляры с низовий Енисея и Лены, но сам же берет эти экземпляры под сомнение. В своих последних работах Валле (1932, 1943) хотя и упоминает этот вид, но новых зоогеографических данных уже не дает.

А. Н. Бартенев (1909) приводит S. sahlbergi Trybom для Обь-Енисейского канала, т. е. для южной части северной тайги, но это ошибка, так как описываемый им экземпляр принадлежал к виду S. alpestris Selys. Валле (1932) утверждает, что изучаемый вид является циркумбореальным, обитающим главным образом по границе между тундрой и лесом. Как увидим, в этом заключении имеется двойная ошибка: это более южный вид и, конечно, не циркумбореальный.

S. sahlbergi Trybom был обнаружен нами на крайнем юге Сибири, точнее в Тункинской долине (южное Прибайкалье) в окрестностях с. Туран, т. е. почти на 50° с. ш., где 28 июля 1960 г. был добыт 1 экз. (старый самец).

Стрекоза найдена на полупроточных водоемах среди приречного ельника на одном из островов р. Иркут. Некоторые из этих водоемов образовались в результате просачивания воды в период ее наивысшего стояния, некоторые находятся в ложе временных ручейков, возникающих во время высокой воды. Обычно это очень небольшие ямки, но относительно глубокие, с чистой и прохладной водой.

В совершенно аналогичных условиях были встречены и другие два чисто сибирских вида — Somatochlora graeseri Selys и Agrion hylas Trybom, которых удалось найти в Тункинской долине, но несколько ниже по течению р. Иркут.

Есть много оснований считать, что мы имеем дело с реликтом ледникового времени. Однако нахождение вида всего на высоте около 800 *м* над ур. м., т. е. явно не в условиях высокогорья, исключает, как нам кажется, это предположение.

Этот вид следует рассматривать как обитателя тайги, заходящего в тундру. Однако S. sahlbergi Trybom, очевидно, не идет столь далеко на север, как Ae. subarctica Walk., что можно усмотреть хотя бы из того, что на побережье Ледовитого океана он не найден. Во всяком случае его нет в перечне видов, например, в работе К. Б. Городкова (1956).

Столь южное нахождение вида в Сибири и то, что он неизвестен в хорошо исследованной Европе, позволяет считать S. sahlbergi Trybom видом сибирским, который, с одной стороны, расселился на запад до предела Евразиатского континента, а с другой — в недавнее время проник и в Новый Свет, но не ушел дальше Аляски.

Нахождение S. sahlbergi Trybom в южной Сибири уничтожает последний «северный вид», который можно было считать тундровым; этим устраняется единственное исключение из высказанного нами положения, что среди стрекоз отсутствуют специфически северные виды.

Конечно, это наше замечание не противоречит признанию существования северного и южного отделов в одонатологической фауне северной Евразии, а только уточняет это понятие.

ЛИТЕРАТУРА

Бартенев А. Н., 1909. Материалы по фауне стрекоз. Сибири (1—5). Список коллекций беспозвоночных. Зоол. муз. Импер. Томск. ун-та, Изв. Томск. ун-та, т. XXXVII, вып. 3.
Городков К. Б., 1956. Некоторые данные о распространении стрекоз на севере, Энтомол. обозр., т. XXXV, № 1, Л.
Kennedy C. H., 1917. A New Species of Somatochlora (Odonata) with Notes on the Cingulata Group, Canad. Entomol., vol. 49.
Trybom F., 1889. Trollsländor (Odonater), insamlade under Svenska Expeditionen till Jenisei 1876. Bihang Vet.-Akad. Handlinga, Bd. XV, IV, N 4, Stockholm.
Valle K. I., 1931. Materialien zur Odonaten-fauna Finnlands. II. Somatochlora sahlbergi Trybom. Not. Entomol., № 11, Helsinki.— 1932. Nordasiatische Odonaten, Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo, I, № 2, Helsinki.— 1943. Katsaus Suomen Sudenkorenhontouktiin (Larve), Ann. Entomol. Fennicae, 9, 4—20, Helsinki.
Walker E. M., 1925. The North American Dragonflies of the genus Somatochlora, Univ. Toronto Studies, Biol. ser., 26.

SOMATOCHLORA SAHLBERGI TRYBOM (ODONATA, INSECTA) IN SOUTH SIBERIA

B. F. BELYSHEV and *N. OVODOV*

(Irkutsk)

Summary

The species Somatochlora sahlbergi Trybom regarded as specific of the tundra was found to occur in Tunkinsk valley (south Baikal territory).

The specimen described is the sole one in all odonatological collections of this country.

The fact of finding this dragon-fly at the height of 800 *m* above sea level allows the authors to deny its being a relict and to hold this species for a widely distributed one in the forest zone of Siberia, similar to Aeschna subarctica Walk., but for a rare one.

East Siberia is regarded as the centre of the origin of this species.

О ФАУНЕ КОМАРОВ-ДОЛГОНОЖЕК (DIPTERA, TIPULIDAE) ТУВЫ

Е. Н. САВЧЕНКО

(Киев)

Благодаря любезности энтомологов А. И. Черепанова и Н. А. Виноловича автор настоящей статьи получил возможность обработать небольшую коллекцию комаров-долгоножек, собранную летом 1949 г. в Тувинской АССР.

Сбор производился главным образом в горноальпийском поясе хребта Западный Танну-Ола (на высоте около 2000—2100 *м* над ур. м.), а частично также в различных пунктах Урянхайской котловины (высоты от 527 до 1000 *м* над ур. м.).

Всего собрано 23 вида комаров-долгоножек, что составляет не более половины того количества их, которое может входить в состав местной фауны. Несмотря на это, список их заслуживает опубликования, так как в энтомологической литературе никаких данных о комарах-долгоножках Тувы нет.

По характеру географического распространения найденные в Туве долгоножки могут быть отнесены к следующим основным группам: 1) палеарктической (1 вид), 2) бореальной (9 видов), 3) североборeальной (1 вид), 4) арктической (2 вида), 5) субарктической (1 вид), 6) сибирско-монгольской (7 видов), 7) палеархеарктической (1 вид) и 8) центральноазиатской (1 вид).

Численно господствующими являются бореальные и сибирско-монгольские виды, остальные же имеют лишь небольшой и притом практически более или менее одинаковый удельный вес.

Из широко распространенных палеарктических видов в пределах Тувы пока что

найден только Pales cornicina (L.), встречающийся, кроме Палеарктики, также в северо-восточных районах Ориентальной зоогеографической области.

К числу широко распространенных бореальных видов относятся Prionocera sp., Tipula quadrivittata Staeg., T. unca Wied., T. variipennis Mg., T. lunata L., T. juncea Mg., Pales crocata (L.), Flabellifera guttata (Mg.) и Tanyptera atrata (L.). Более ограниченное северобореальное распространение имеет Tipula subexcisa Lund.

Из типично арктических видов в Туве найдены Tipula middendorffi Lack. и T. stackelbergiana Lack., а из субарктических — T. trispinosa Lund.

Примером сибирско-монгольских видов в местной фауне служат Tipula virgatula Ried., T. longitudinalis Niels., T. adusta Sav., Pales stackelbergi Sav. и P. rubriventris Sav., а также Tipula kiritshenkoi Sav., который до сих пор был известен лишь из Монголии (Савченко, 1960), а в Туве, по-видимому, достигает северного предела своего ареала. К сибирско-монгольским видам должен быть, очевидно, отнесен также Tipula hirticeps Sav., который в настоящее время, кроме Тувы, известен лишь из Прибайкалья (Савченко, 1960), но в дальнейшем будет, вероятно, найден и в Монголии.

Единственный выходец палеархеарктической фауны — это Flabellifera fastuosa (Lw.), а центральноазиатской — Pales bispinosa (Al.).

Большинство бореальных комаров-долгоножек представлено в Туве широко распространенными номинальными подвидами. Исключение составляют лишь Tipula juncea Mg., встречающийся тут в виде особой сибирско-монгольской географической расы platyglossa Al., T. quadrivittata Staeg., обособившийся на хребте Танну-Ола в особую меланистическую, но морфосистематически еще слабо изолированную альпийскую расу cinifera Sav. subsp. n. и, наконец, Tanyptera atrata (L.), представленный в местной фауне восточнобореальной географической расой T. a. jozoana Mats.

Арктический Tipula middendorffi Lack. и субарктический T. trispinosa Lund. представлены в фауне Тувы тоже номинальными подвидами, а арктический T. stackelbergiana Lack.— более высоко специализованной меланистической расой T. s. tundrensis Al., характерной для альпийского пояса Камчатки.

Преобладание в тувинской фауне умеренно мезофильных бореальных и сибирско-монгольских видов комаров-долгоножек, приуроченных преимущественно к более увлажненным восточным районам Урянхайской котловины, хорошо согласуется с географическим положением области в южной Сибири на границе бореальной и центральноазиатской подобластей Палеарктики. Исторически оно, по-видимому, обусловлено продолжительным непосредственным контактом Тувы с Сибирью, который существовал, не прерываясь, с мезозоя вплоть до возникновения в плейстоцене трудно преодолимого северного горного барьера в виде Западных и Восточных Саян.

Нахождение в местной фауне умеренно ксерофильных арктических и субарктических элементов, локализованных в альпийском поясе хребта Западный Танну-Ола, является также вполне закономерным. С одной стороны, для существования их тут имеются все экологические предпосылки, так как горные районы Тувы характеризуются весьма суровым, резко континентальным климатом (Шахунова и Лиханов, 1955), а высокогорья выше альпийского пояса покрыты мохово-лишайниковой и каменисто-щебенистой тундрой (Соболевская, 1950), придающей местному ландшафту большое сходство с таковым высоких широт Евразии. С другой стороны, аналогичные зоогеографические элементы из числа долгоножек (например, Tipula kamchatkana Al. и T. kamchatkensis Al.) были уже раньше обнаружены в Монголии (Савченко, 1956), в связи с чем следовало ожидать их присутствия также на смежной с Монголией территории Тувы.

Причины наличия в Туве арктических и субарктических видов долгоножек следует, по-видимому, искать в элиминирующем влиянии меридиональных горных хребтов Восточной Сибири на широтную зональность местной фауны, достаточно четко проявляющемся не только на многих насекомых, но также и в структуре ареалов некоторых высокоширотных позвоночных, встречающихся, кроме крайнего севера Евразии, также и в Туве (Кузнецов, 1950).

Наиболее вероятным временем появления в типулидной фауне Тувы арктических и субарктических элементов является, очевидно, плейстоцен, когда в связи с мощными тектоническими процессами сложился современный орографический облик страны, и, в частности, произошло поднятие хребта Танну-Ола (Лебедева, 1938).

К плейстоцену, возможно, относится также начало формирования в Туве местных эндемичных рас долгоножек (например, Tipula quadrivittata cinifera Sav.), обособившихся от более примитивных анцестральных форм в результате выноса последних тектоническими процессами из равнинных в высокогорные условия.

Бедность тувинской фауны долгоножек гигрофильными элементами палеархеарктического происхождения обусловлена в первую очередь сухостью местного климата, а также отсутствием в области широколиственных лесов маньчжурского типа, с которыми экологически связано большинство палеархеарктических насекомых. Единственный палеархеарктический вид местной фауны, найденный в одном из наиболее увлажненных районов Урянхайской котловины (оз. Чагатай), является, по-видимому, реликтом, сохранившимся в Туве с неогена, когда последняя имела более тесные контакты с окружающими ее с севера и востока территориями, а древние фаунистические комплексы широколиственных лесов юго-восточной Азии были распространены гораздо дальше на запад и север, чем теперь (Кузнецов, 1960).

Несмотря на географически весьма изолированное положение Тувы, фауна долгоножек области характеризуется очень низким эндемизмом (показатель — 4%), который к тому же в таксономическом отношении не превышает подвидового ранга. Причина этого, по-видимому,— сравнительная молодость местной фауны, окончательно сложившейся лишь в квартере. Не исключено, однако, что дальнейшие исследования обнаружат в Туве еще ряд эндемичных форм долгоножек. Особенно желательно изучение с этой точки зрения крайнего юго-запада области, где в пределах Мойгун-Тайгинского р-на, отличающегося от остальной территории Тувы крайне расчлененным рельефом и наивысшими гипсометрическими показателями (до 4000 *м*), можно соответственно ожидать нахождения и наиболее оригинальной фауны долгоножек.

Список видов

1. Prionocera sp.— Барун-Хемчик, 11.VIII (1 ♀; Черепанов).

2. Tipula quadrivittata cinifera Sav., subsp. n.— Танну-Ола, 17.VII (1 ♂, 2 ♀♀; Черепанов).

Новый подвид характеризуется меланистической окраской, являющейся, по-видимому, адаптацией к высокогорным условиям существования: все тело, включая брюшко, пепельно-серое, широко белесоватые только боковые края тергитов; усики тоже целиком темные. Строение гипопигия самца не отличается от такового у номинального подвида, что указывает, очевидно, на сравнительно недавнюю дивергенцию обеих географических форм.

3. Tipula unca Wied.— Барун-Хемчик, 7.VII (1 ♂; Черепанов).

В связи с сильной деформацией гипопигия единственного исследованного самца не удалось определить, к какой географической расе этого вида он принадлежит. На смежных с Тувой территориях распространена преимущественно берингийская раса — T. unca amurensis Al.

4. Tipula variipennis Mg.— Туран, 5.VI (1 ♂, 1 ♀; Дятлова), Сосновка, 13.VI (1 ♀; Дятлова).

5. Tipula middendorffi middendorffi Lack.— Танну-Ола, 7.VII (1 ♂; Черепанов).

6. Tipula stackelbergiana tundrensis Al.— Танну-Ола, 17.VII (6 ♂♂, 3 ♀♀; Черепанов); перевал Хундургун, 18.VII (1 ♂, 1 ♀; Черепанов).

Интересно, что в горной Туве этот вид представлен восточносибирской, тогда как предыдущий — западносибирской географической расой.

7. Tipula hirticeps Sav.— Танну-Ола, 17.VII (1 ♂, 2 ♀♀; Ташукова).

8. Tipula kiritshenkoi Sav.— Хендергей, 15.VII (1 ♂; Черепанов), перевал Хундургун, 18.VII (5 ♂♂, 1 ♀; Черепанов).

Для этого вида, найденного в СССР впервые, Тува, возможно, служит северной границей его распространения в Палеарктике.

9. Tipula virgatula virgatula Ried. (=subcarinata Al.)— окрестности дер. Федоровки, 1.VII (1 ♂; Перевозчикова).

10. Tipula longitudinalis Niels.— Иштихем, 31.VII (1 ♂; Федоров).

11. Tipula adusta Sav.— дер. Бояровка, 18.VI (1 ♂; Перевозчикова); Знаменка, 12.VII (1 ♂; Перевозчикова).

12. Tipula subexcisa Lund.— Танну-Ола, 17.VII (31 ♂♂, 7 ♀ , Черепанов); перевал Хундургун, 18.VII (1 ♂; Черепанов).

13. Tipula lunata L.— оз. Чагатай 12.VI (1 ♀; Черепанов); дер. Бояровка, 18.VI (1 ♀; Перевозчикова); окрестности дер. Федоровки, 1.VII (3 ♀♀; Перевозчикова), Знаменка, 12.VII (1 ♂; Перевозчикова).

14. Tipula trispinosa Lund.— Танну-Ола, 17.VII (9 ♂♂; Черепанов).

15 Tipula juncea platyglossa Al.— Сосновка, 13.VI (1 ♂; Дятлова); в 8 *км* от Брельбайгака, 18.VI (1 ♀; Перевозчикова); Атартыш, 10.VII 1947 (1 ♂; Черепанов); Хендергей, 15.VII (1 ♂; Черепанов).

16. Pales cornicina (L.)— дер. Бояровка, 18.VI (1 ♂, 1 ♀; Перевозчикова); Уюк, 30.VIII (1 ♀; Перевозчикова).

17. Pales stackelbergi Sav.— дер. Бояровка, 24.VI (1 ♂; Перевозчикова); хребет Танну-Ола, 17.VII (1 ♂; Черепанов).

18 Pales rubriventris Sav.— Сосновка, 3.VI (1 ♂; Дятлова); Сумон-Тустак, 21.VII (1 ♂, 1 ♀; Черепанов).

19. Pales bispinosa (Al.)— Сосновка, 12.VI (1 ♀; Дятлова); 21.VI (1 ♀; Дятлова); дер. Бояровка. 18 VI (1 ♀; Перевозчикова); 8 *км* от Брельбайгака, 18.VI (2 ♀♀; Перевозчикова), 19.VI (1 ♀; Черепанов); Барун-Хемчик, 7—11.VII (3 ♂♂, 1 ♀; Черепанов).

20. Pales crocata (L.)— Сосновка, 21.VI (1 ♀; Дятлова).

21. Flabellifera fastuosa (Lw.) (=yezoana nigrobasis Al.)— оз. Чагатай, 12.VI (1 ♀; Черепанов).

22. Flabellifera guttata (Mg.) — Усть-Чиргак, 6.VII (1 ♀; Черепанов).

23. Tanyptera atrata jozoana Mats.— Ургузун, 30 VI (1 ♀; Черепанов).

Пользуясь случаем, выражаю глубокую благодарность А. И. Черепанову и Н. А. Виоловичу за предоставленный ими для исследования интересный материал.

ЛИТЕРАТУРА

Кузнецов Б. А., 1950. Очерк зоогеографического районирования СССР, Матер. к позн. фауны и флоры СССР, Изд. Моск. о-ва испыт. природы, нов. сер., отд. зоол., вып. 20 (XXXXV).
Куренцов А. И., 1960. Происхождение и основные этапы развития маньчжурской энтомофауны, IV съезд Всес. энтомол. о-ва, Тезисы докл., I.
Лебедева З. А., 1938. Основные черты геологии Тувы, Изд-во АН СССР, М.— Л.
Савченко Е. М., 1956. Огляд палеарктичних видів комарів-довгоногів (Diptera, Tipulidae) з групи Tipula juncea Meig., Зб. праць зоомуз. КДУ ih. Т. Г. Шевченка, № 5.— 1960. Материалы по систематике палеарктических комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) подрода Vestiplex Bezzi, рода Tipula L., Тр. Всес. энтомол. о-ва, т. XLVII.
Соболевская К. А., 1950. Растительность Тувы, Изд. Западносибирск. фил. АН СССР, Новосибирск.
Шахунова П., Лиханов Б., 1955. Советская Тува, Кызыл.

ON THE CRANE-FLY FAUNA (DIPTERA, TIPULIDAE) OF THE TUVA

E. N. SAVCHENKO

(Kiev)

Summary

In the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic 23 crane-fly species are found; widely distributed boreal (40%) and Siberia-Mongolian species (31%) restricted mainly to the Uryankhaysk hollow are outnumbering. The presence of some arctic (Tipula middendorfii Lack., T. stackelbergiana Lack.), subarctic (T. trispinosa Lund.), and northboreal forms (Tipula subexcisa Lund.) is typical of the high mountainous fauna of the ridge Western Tannu-Ola, as well as a separation of independent boreal species in special alpean races.

СЛУЧАИ ОБНАРУЖЕНИЯ УГРЕЙ В ТЕЛЕ ДРУГИХ РЫБ

П. Г. ОШМАРИН, Л. Н. БЕСЕДНОВ, ФАМ КУАТ, НГУЕН ХЫОНГ и А. М. ПАРУХИН

Вьетнамская научно-поисковая рыбохозяйственная экспедиция Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии

Во время работы Вьетнамской научно-поисковой рыбохозяйственной экспедиции Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) в Северо-Вьетнамском (Тонкинском) заливе проводились гельминтологические исследования рыб. 30 июня 1960 г. с этой целью был вскрыт Lutianus argentimaculatus (семейство Lutianidae) длиной 65 *см.* В полости тела этого экземпляра латерально от левого яичника была обнаружена рыба, определенная нами как Ophichthys apicalis (Bennet) (семейство Ophichthyidae, отряд Anguilliformes). Латерально от правого яичника найден другой экземпляр такой же рыбы, частично уже подвергшийся резорбции. В складках брыжейки лютиануса оказались еще две особи того же вида, претерпевшие резорбцию в большей степени, чем второй. На поверхности одного яичника было замечено отверстие около 4 *мм* в диаметре. При вскрытии яичника в нем был обнаружен пятый экземпляр O. apicalis, довольно хорошо сохранившийся (рис. 1). В плавательном пузыре найден комок из большого числа рыбок — сильно уплотненных, обезвоженных и частично резорбированных. Длина наиболее крупного экземпляра O. apicalis — 18 *см.* Все найденные O. apicalis — молодь.

Брюшина лютиануса была сильно утолщенной, набухшей. Пилорическая часть желудка геморрагически воспалена, темно-красного цвета. Здесь оказалось сквозное отверстие около 5 *мм* диаметром. Начальная часть тонкого кишечника имела очаги сильного геморрагического воспаления (рис. 2).

По-видимому, угри были проглочены лютианусом. В желудке этой рыбы они прогрызли отверстие, проникли в полость тела, а затем в яичник и плавательный пузырь, где и погибли. Проглатывание лютианусом угрей происходило неоднократно и в разное

Рис. 1. Угорь Ophichthys apicalis в яичнике лютиануса

Рис. 2. Желудок и начальная часть кишечника Lutianus argentimaculatus. В пилорической части желудка — отверстие, прогрызенное угрем Ophichthys apicalis

время, о чем можно заключить по тому, что рыбки в теле лютиануса находятся на разной стадии резорбции и мумификации. Не исключена возможность, что угри, проглоченные лютианусом раньше, прошли в его полость тела не через то отверстие в пилорической части желудка, которое нами обнаружено, а через другое, уже зажившее.

В тот же день, 30 июня, была вскрыта рыба-прилипало Echeneis naucrates длиной 70 *см.* В полости тела прилипало была найдена рыба длиной 25 *см*, определенная нами как Sphagebranchus longipinnis (Kner et Staindachner) (семейство Ophichthyidae). В органах прилипало не было замечено никаких патолого-анатомических изменений. S. longipinnis, хотя и была мертвой, не имела следов повреждений, наблюдавшихся у O. apicalis.

30 сентября производилось вскрытие камбалы Psettodes erumei длиной 42 *см.* В ее полости тела оказался 1 экз. угря, частично подвергшийся резорбции. Так, у него отсутствовала передняя часть головы и были размягчены кожные покровы. Несмотря на повреждения, удалось установить принадлежность этого угря к роду Sphagebranchus.

При тщательном осмотре камбалы в ее органах не удалось заметить никаких патолого-анатомических изменений, которые можно было бы рассматривать как результат проникновения угря в тело этой рыбы.

В литературе имеются указания на проникновение угреобразных в полость тела других рыб. Как само проникновение, так и его последствия для угрей и для рыб, в теле которых они оказываются, имеют различный характер. Одни из них — такие, как Simendchelys paraciticus Goode et Bean. (семейство Simendchelyidae) и Phisoodonophis cruentifer Goode et Bean (семейство Ophichthyidae) (Никольский, 1955) прогрызают снаружи стенку тела различных крупных рыб, вгрызаются во внутренности и поедают их. Другие, в частности некоторые представители семейства Ophichthyidae, будучи проглоченными другими рыбами, могут прогрызать стенку их желудка и проникать в полость тела (Smith, 1953).

Угри — своеобразные хищники. Тем не менее их строение, особенности их физиологии и образ жизни создают такую ситуацию, при которой филогенетическое развитие этих животных легко могло бы пойти по пути к настоящему паразитизму, если бы таковой был им выгоден.

В этом отношении заслуживают большого внимания описанные выше случаи обнаружения нами в теле прилипало и камбалы угрей рода Sphagebranchus. Эти рыбы имеют такие черты строения, которые могут быть истолкованы как результат паразитарного образа жизни. Так, они лишены грудных, брюшных и хвостового плавников, спинной и анальный плавники едва различимы. Тело цилиндрическое, равной толщины на всем протяжении. Их глаза покрыты полупрозрачной пленкой. То, что в органах прилипало и камбалы отсутствовали какие-либо патолого-анатомические изменения, указывает на длительное пребывание угрей в теле данных рыб, у которых успели зажить все повреждения, связанные с проникновением в них угрей. Указанные факты чрезвычайно напоминают те, которые характеризуют явление настоящего паразитизма, но все же, по-видимому, и здесь нет паразитизма, поскольку угри гибнут.

В заключение мы хотим подчеркнуть, что морфологические, физиологические и экологические особенности угрей, возникшие в процессе свободного (не паразитарного) хищного образа жизни, обусловили предрасположенность их к проникновению в полость тела и внутренние органы более крупных рыб.

В целом обсуждавшееся здесь явление может дать представление о некоторых возможных путях становления паразитарных отношений между животными.

ЛИТЕРАТУРА

Никольский Г. В., 1955. Частная ихтиология, Изд-во «Сов. наука», М.
Smith J. L. B., 1953. The Sea Fishes of Southern Africa, Central News Agency, LTD. S. Africa.

AN INSTANCE OF FINDING EELS IN THE BODY-CAVITY OF OTHER FISHES

P. G. OSHMARIN, L. N. BESEDNOV, FAM-KUAT, NGUYEN-HYONG and *A. M. PARUKHIN*

Viet-Nam Research Exploration Fishery Management Expedition of the Pacific Institute of Fishery Management and Oceanography

Summary

Instances of finding eels in the body-cavity and organs of several other fishes are described.

СОСТАВ И СТАЦИИ СИНИЧЬИХ СТАЙ

Г. Н. СЕВАСТЬЯНОВ

Ленинградская лесотехническая академия

В осенне-зимний период кочующие стаи синиц охватывают огромные площади лесных массивов, поедая насекомых во всех стадиях развития. Деятельность синиц распространяется на все ярусы леса. Они способны добывать даже скрытую добычу — выдалбливать насекомых из коконов, зимовочных гнезд и т. д.

На основании регистрации состава 64 синичьих стай, проведенной в Карпогорском р-не Архангельской обл. с 19 августа 1955 г. по 6 января 1956 г., выяснилось, что в стаи в разных количественных соотношениях входят только два вида синиц: пухляк (Parus atricapillus L.) и буроголовая гаичка (Parus cinctus Bodd.). Пищуха учтена в составе стаи один раз. Такие смешанные стаи составили 35,9%.

Большая синица — обычный вид для этого района — в стаях не наблюдалась В осенне-зимний период она встречается преимущественно в населенных пунктах. Хохлатая синица за 4 года наблюдений встречена всего один раз 22 апреля 1958 г. Вероятно, это был залет. В южных районах области это обычный оседлый вид.

Наибольшая склонность к образованию самостоятельных одновидовых стай проявляется у буроголовой гаички (37,5%) и несколько меньшая (26,6%) — у пухляка.

В период кочевок стаи посещают древостои различного возраста — от перестойных насаждений, в которых процент встреч составил 53,2, до вырубок — 6,2%. Весьма охотно синичьи стаи посещают молодняки (20,3%), а также средневозрастные и спелые насаждения (18,7% встреч).

В зарослях серой ольхи и ивы на сенокосе стая встречена всего один раз.

Перестойные насаждения, сильнее прочих подверженные заражению насекомыми-вредителями, привлекают синиц в наибольшей степени. Здесь птицы не только осматривают кроны, стволы и отдельные сучья деревьев, но не пропускают также комочки лишайников, трубочки свернувшихся листьев и отставшую кору.

Чистые ельники и сосняки в общей сложности посещаются стаями в несколько большей степени (54,3% встреч), чем смешанные насаждения (45,7%). Из чистых насаждений стаи чаще встречаются в сосняках (37,3%), чем в ельниках (17,0%).

Синицы охотнее всего посещают тип леса «черничник» (32,0%), в котором наиболее обильны подрост и подлесок. Несколько реже (22,0% встреч) посещают они «лишайниковый» и «мохово-лишайниковый» типы леса, в которых синицы обследуют даже напочвенный покров. В типах «брусничник», «долгомошник» и «лог» процент встреч стай — от 10 до 16. Единично встречаются стаи в типах леса «верещатник», «сфагновый» и «травяно-сфагновый».

По степени сомкнутости крон полога леса можно сказать, что стаи чаще держатся в насаждениях со средней (0,5—0,7—52,5% встреч) и высокой сомкнутостью (0,8—1,0—42,3% встреч). Насаждения с низкой сомкнутостью крон полога (0,2—0,4) посещаются стаями очень редко.

COMPOSITION AND STATIONS OF TOMTIT FLOCKS

G. N. SEVASTYANOV

Forest Technical Academy of Leningrad

Summary

Information is presented on the specific composition and stations of tomtit flocks in Archangelsk region.

ОПЫТ БОРЬБЫ С ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКОЙ НА ЗАКРЫТОМ ВОДОЕМЕ ГОРОДСКОГО ТИПА[1]

В. М. ФОМУШКИН

Центральная противочумная наблюдательная станция (Москва)

Известно, что места обитания водяных полевок приурочиваются в большинстве своем к долинам, поймам рек и болотам; соответственно этому разработаны и методы борьбы с ней.

Мы столкнулись с необычным типом поселения водяной полевки в закрытом изолированном водоеме паркового типа в Москве. И поэтому при организации и проведении борьбы с водяными полевками не решились переносить разработанную систему борьбы с ними в новую экологическую обстановку без предварительных опытов.

[1] В работе принимал участие сотрудник станции В. Б. Сильверстов. Пользуюсь случаем выразить ему признательность.

Вопросами борьбы с водяной полевкой занималась большая группа исследователей и достаточно успешно. Меры борьбы с водяной полевкой с применением моркови разработали В. В. Кучерук, И. А. Шилов и др. (1955) [2].

Однако в литературе нет указаний на способы борьбы с водяной полевкой в условиях водоема паркового городского типа.

При обследовании в июне 1959 г. водоемов (пруды) Краснопресненского парка Москвы были найдены жилые норы, помет, кормовые столики водяных полевок. Эти полевки регистрировались там и раньше. В 1955 г. на бактериологическое исследование поступила водяная полевка (♂), отловленная рядом с Краснопресненским парком у полотна железнодорожной ветки фабрики «Трехгорная мануфактура». В дальнейшем до 1959 г. грызуны этого вида в отмеченном участке не наблюдались.

Краснопресненский парк расположен в одном из центральных районов Москвы. Водоем состоит из двух соединяющихся между собой протоками (5—7 *м*) прудов, заросших водяной растительностью (мириофилиум, элодея, осоки). Протоки образуют два острова. Берега водоема невысокие (в некоторых участках до 2 *м*), обрывистые, весенними поводковыми водами не затапливаются; грунт берега пригоден для устройства нор; лишь местами он закреплен булыжником, но и там имеются норы водяных полевок. Общая протяженность береговой полосы внутренней и внешней части — составляет около 2 *км*. Норы в основном расположены у уреза воды, но имеются они и у основания береговых кустарников. Берег сильно зарос злаковым разнотравьем, образуя нависающий бордюр, который хорошо скрывает норы и кормовые столики. На водоеме в летний период содержатся лебеди и утки. Для кормления птиц имеются столики на плотах с овсом, ячменем, пшеницей и корнеплодами. На плотиках установлены выводковые домики для уток.

Следует отметить, что плотность нор водяных полевок была наибольшей около мест кормления водоплавающей птицы. Технические работники, ухаживающие за птицей, часто наблюдали на плотиках кормящихся водяных полевок.

Для выяснения видового состава грызунов по берегам водоема и их численности мы провели вылов грызунов дуговыми капканами (№ 0,1). С 13 по 18 июля 1959 г. в 316 дуговых капканов, выставленных по береговой полосе по норам и кормовым столикам, была поймана 31 водяная полевка.

В парке, в открытой стации, с 21 по 25 июля 1959 г. были выставлены малые ловушки «Геро»; на 157 ловушко-суток выловлены четыре обыкновенных полевки (2,5%) и две домовых мыши (1,2%). Чтобы избежать попадания в капканы водоплавающей птицы, в том числе птенцов, при учете численности полевок дуговые капканы ставили под нависающий бордюр разнотравья на кормовых столиках, тропках и в норы. На открытых участках береговой полосы водоема капканы ставили в 50 *см* от устья норы. Для этого по ходу норы сверху вырезали квадрат дерна, ставили капкан и норы вновь закрывали.

Во время работы была закрыта лодочная станция и выставлена усиленная охрана по берегу водоема. Работа проводилась с лодок и с берега.

В качестве яда применялся фосфид цинка (4% от веса приманки, 3% растительного масла). Отравленную морковь раскладывали по норам, а в защищенной травянистой растительностью береговой полосе — по кормовым столикам и тропкам. Приманку раскладывали кучками на расстоянии 3—5 *м* друг от друга по 5 *г* в каждой.

По окончании истребительных работ оставшаяся несъеденной приманка во избежание отравления птиц была собрана. После затравок за период с 21 июля по 2 августа найдено 24 трупа водяных полевок. Наибольшее их количество (14) обнаружено в первые двое суток. Длительность регистрации трупов объясняется, видимо, тем, что они появлялись на поверхности воды после смыва их волнами из нор. Трупы находили как в норах, так и у кормовых столиков и на тропках.

Учет эффективности истребительных работ мы проводили дуговыми капканами. С 3 по 6 августа выставлено 199 капканов и не добыто ни одной водяной полевки.

В мае — августе 1960 г. в водоеме не было обнаружено следов присутствия водяных полевок.

Для водяных полевок, выловленных в водоеме Краснопресненского парка, характерны сравнительно малые размеры и преобладание серых тонов в окраске шкурки.

AN EXPFRIMENT ON THE CONTROL OF THE WATER-VOLE (ARVICOLA TERRESTRIS L.) IN A CLOSED WATERBODY OF THE URBAN TYRE

V. M. FOMUSHKIN

Central Anti-Plague Observation Station (Moscow)

Summary

A settlement of the water vole (Arvicola terrestris L.) was found in a waterbody in a park in Moscow.

As a result of the test of the carrot poisoned with zinc phosphide the possibility of its application on a wide scale to control water voles under urban conditions was shown.

[2] В. В. Кучерук, И. А. Шилов, П. А. Картушин, Г. А. Сидорова, 1955. Разработка способов борьбы и опыты истребления водяной полевки в пойме реки на юго-востоке СССР, Сб. «Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология», Медгиз.

СТРОЕНИЕ ЗУБОВ ЭМБРИОНОВ УСАТЫХ КИТОВ

В. А. ПЛОТКИН

Лаборатория китобойного промысла и ихтиологии Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (Одесса)

Материалом для данного исследования послужили эмбрионы беззубых китов финвалов Balaenoptera physalus L. и горбачей Megaptera nodosa Bonn., хранящихся в Зоологическом музее Одесского университета и привезенных китобойной флотилией

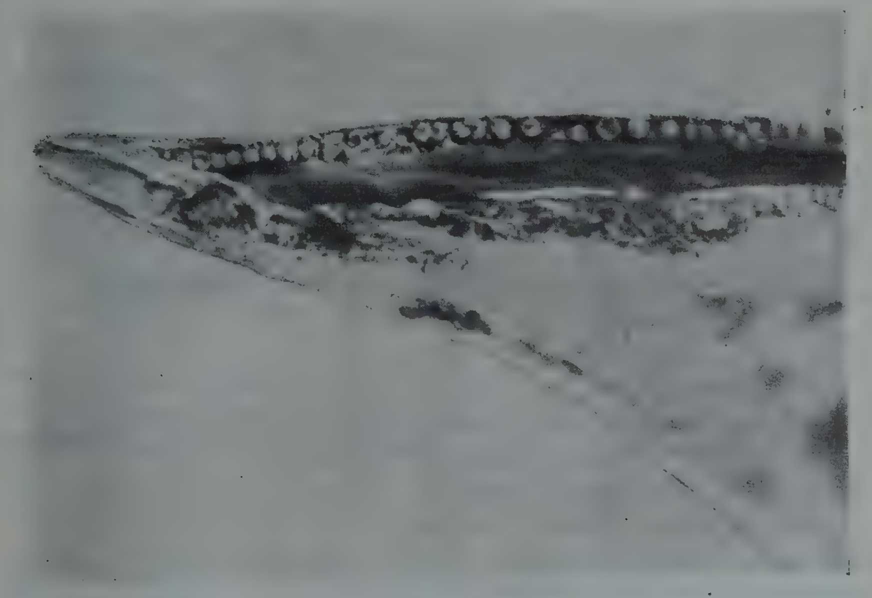


Рис. 1. Эмбриональные зубы финвала (длина эмбриона 37 *см*)

«Слава». Произведены подсчет, промеры, описание внешнего вида, расположения в челюстях эмбриональных зубов, изучено их гистологическое строение.

Объекты фиксировали 4%-ным формалином и из них изготовляли срезы толщиной 10 μ. Препараты окрашивали гематоксилином и эозином.

Изучены эмбриональные зубы у зародышей следующих беззубых китов (длина в сантиметрах, вес в граммах): шести эмбрионов финвала: № 1—36 *см*, 800 *г*; № 2—37 *см*, 850 *г*; № 3 — 57 *см*, 1500 *г*; № 4—59 *см*, 1700 *г*; № 5 — 60 *см*, 1700 *г*; № 6—94 *см*, 3500 *г*; двух эмбрионов горбачей № 1 — 36,5 *см*, 500 *г*; № 2 — 24,8 *см*, 350 *г*.

Рис. 2. Эмбриональные зубы финвала длиной 36—37 *см*. Поперечный срез

1, 2 — внутренний листок эмалевого органа, *3* — промежуточный листок, *4* — зубной сосочек, *5* — зубной мешок, *6* — кровеносные сосуды, *7* — наружный листок

Эмбриональные зубы финвала и горбача имеют вид горошин, диаметром в средней части челюсти 2,2 *мм*, а на обоих концах челюсти — 1, 4 *мм* в среднем. Расположены зубы в соединительной ткани как верхней, так и нижней челюстей, по 29 шт. в ряду (среднее число). Возможна ошибка на 3—4 зуба, так как они отчасти мацерировались и поэтому не везде сохранились.

Интересно отметить, что эмбриональные зубы у усатых китов расположены в виде параболы, что, как нами установлено, свойственно всем зубатым китообразным (рис. 1). У горбачей эмбриональные зубы выражены не так четко, как у финвалов, что можно,

с одной стороны, объяснить видовыми и родовыми отличиями, а, с другой, — зрелостью эмбрионов, так как разница в величине соответствующих размеров финвала и горбача была незначительной.

Финвал длиной 36 *см*, а также финвал длиной 37 *см* обладают следующей гистологической структурой зуба (рис. 2). Зубной сосочек (зачаток) в стадии перехода в эмалевый орган, о чем свидетельствует наличие слоя адомантобластов. Закладка дентина еще не началась. У более крупного экземпляра величиной 59 *см* намечается узкая полоска необызвествленного дентина. Снаружи к этой полоске примыкают одонтобласты. Между полоской необызвествленного дентина и одонтобластами обызвествленного дентина нет (рис. 3). Отмеченная выше особенность у эмбрионов различного возраста, возможно, позволит определять возраст эмбрионов китов.

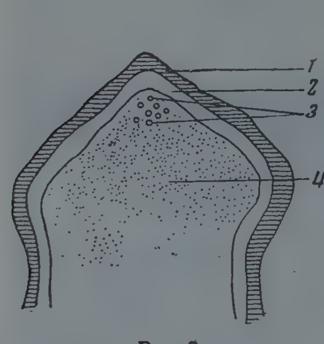


Рис. 3.

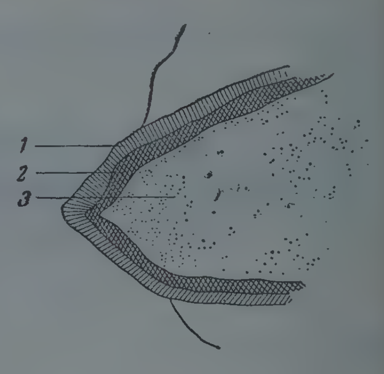


Рис. 4.

Рис. 3. Эмбриональный зуб финвала длиной 59 *см*. Поперечный срез

1 — адомантобласты, 2 — необызвествленный дентин (дентинных канальцев нет), 3 — кровеносные сосуды, 4 — мезенхима (будущая пульпа)

Рис. 4. Эмбриональный зуб финвала длиной 94 *см*. Продольный срез

1 — адомантобласты, 2 — необызвествленный дентин, 3 — мезенхима

У финвала длиной 94 *см* строение зубной почки приблизительно такое же (рис. 4). В эмалевом органе хорошо выражены промежуточный и наружный листки, что наблюдается и в зубном сосочке предыдущего эмбриона. Зубной сосочек представляет собой скопление молодой эмбриональной ткани с довольно тесным расположением клеток в ткани зубного мешочка и значительным количеством кровеносных сосудов.

Чрезвычайно интересен факт развития эмбриональных зубов у китов, не имеющих и следа их во взрослом состоянии.

TEETH STRUCTURE IN THE EMBRYOS OF ODONTOCETI

V. A. PLOTKIN

Laboratory of Whale-Fishing and Ichthyology, Azovo-Black Sea, Research Institute of Marine Fishery Management and Oceanography (Odessa)

Summary

The structure of embryonic teeth in Odontoceti was studied histologically.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

РЕЦЕНЗИИ

В. П. ТЕПЛОВ. **«ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ЭКОЛОГИИ ПРОМЫСЛОВЫХ ЖИВОТНЫХ ПЕЧОРСКОЙ ТАЙГИ»**, Труды Печоро-Илычского государственного заповедника, вып. VIII, Коми, Книжное издательство, Сыктывкар, 1960, тираж 500 экз., цена 1 р. 26 к.

Рецензируемое исследование составляет VIII выпуск «Трудов Печоро-Илычского государственного заповедника», где его автор работал с 1937 г. по 1951 г. и сумел хорошо организовать весьма широкий сбор материалов и наблюдений над жизнью природы обширной территории (более 1 млн *га*) этого таежного заповедника.

В данном исследовании, подводя итог материалам за 1937—1949 гг. В. П. Теплов попытался проследить динамику численности популяций 27 видов млекопитающих и птиц северной тайги, а также годичные изменения в их экологии и факторах внешней среды, найти причины этой динамики.

Динамика численности животных и факторы, ее определяющие, являются одной из самых актуальных проблем современной экологии, имеющей чрезвычайно существенное теоретическое и практическое значение. Интерес к книге усиливается еще и тем, что основные объекты исследования — охотничье-промысловые животные, а также некоторые звери и птицы, служащие им пищей, оказывающиеся их врагами или обеспечивающие кормодобывание (клесты). Это первое широкое исследование такого типа за довольно длительный период и с таким большим списком видов. За рубежом нет аналогичных исследований, которые были бы построены к тому же на данных учета и систематических наблюдений.

В большинстве исследований по многолетней динамике численности популяций животных их авторы — по преимуществу американские, английские и финские натуралисты — вынуждены опираться на весьма неточные и несовершенные источники: цифры добычи, заготовки или продажи пушнины и дичи (иногда даже на цифры экспорта) или же различные массовые анкеты и вопросники.

Большим шагом вперед в книге В. П. Теплова нужно считать то, что он опирается на данные относительного учета численности, картотеки визуальных встреч и аналогичные цифровые данные, полученные непосредственно в природе. Правда, некоторые из этих методов весьма неточны и оставляют широкое поле для сомнений в их надежности, но большинство из них достаточно достоверны. Несомненно, что более точными методами трудно обеспечить массовость материала для большой территории, но выход есть — в параллельных точных учетах на постоянных площадях как в ключе для дешифровки массовых наблюдений.

Нельзя не отметить, что книга В. П. Теплова насыщена не только обильным цифровым материалом, но и многими новыми данными по экологии зверей и птиц печорской тайги, в частности, данными по экологии питания, публикуемыми впервые.

Анализ собранного материала по отдельным видам привел автора к ряду интересных и ценных выводов. Некоторые из них не вызывают сомнений, другие — дискуссионны.

Во многих случаях исследование подтверждает уже ранее известные экологам положения, но обеспечивает их новыми, интересными и убеждающими цифрами и фактами. В других случаях выводы автора совершенно новы и иной раз очень существенны.

Основные положения заключения не вызывают серьезных возражений, автор во многом прав. Можно только заметить, что 12-летний период был недостаточен для суждения о цикличности колебаний численности ряда видов, а, следовательно, и о связи их с факторами среды, что признает и автор.

В. П. Теплов правильно указывает на большое значение прямого и косвенного воздействия погодных факторов, но напрасно он чрезмерно подчеркивает ведущее значение последних. Ведь характер воздействия погодных факторов, проходя через призму ряда других, непосредственно действующих, в разном их сочетании, иногда существенно меняется.

Автор прав, что хищники не могут изменить численность в сторону роста или падения ее, но они могут существенно влиять на эти процессы, что практически весьма важно, особенно для интенсивных форм охотничьего хозяйства.

В целом надо признать, что книга В. П. Теплова представляет бесспорный интерес и имеет большое значение и в изучении популяционной экологии. В этом надо ему пожелать дальнейших успехов.

В исследованиях по динамике популяций полученные цифры обычно сопоставляются с изменениями различных факторов внешней среды, могущих влиять на состояние численности популяций. Это делает и автор. Достоверность выявляемых корреляций устанавливается методами вариационной статистики. Затем уже ищут объяснений этим корреляциям в экологии вида.

Большим методическим недостатком исследования В. П. Теплова следует поэтому считать полное пренебрежение этой стороной дела, из-за чего становится невозможным оценить статистическую достоверность его выводов. Этот дефект не меньший, чем тот, когда за цифрами и формулами перестают видеть конкретные взаимоотношения животных со средой.

Вызывают возражение и другие отдельные методические приемы, применяемые автором. Для анализа изменений численности под действием иногда различно направленных факторов среды — процесса, происходящего во времени и в пространстве, закономерно было бы исследовать постепенный ход падения и нарастания численности и его причины. Автор же очень часто опирается на сопоставление с различным состоянием факторов среды различных несмежных лет, группируя их по уровню численности. Выводит он для них и средние характеристики условий среды. Иначе говоря, изучение динамики факторов заменяется их статикой.

Далее, применяя не слишком надежные и точные методы выявления численности популяций, автор делает иногда выводы, выходящие за пределы возможной точности. Например, для лисицы за 12 лет он выявляет три «пика» численности: в 1940, 1944 и 1948 гг. Из них первый не вызывает сомнений, второй же составляет по высоте всего лишь 25% первого. Автор пользуется для этого вывода числом визуальных встреч лисиц в летний период на 100 дней экскурсий. В какой-то мере частота таких встреч зависит, конечно, и от обилия зверей в природе, но также зависит она от случая, особенностей поведения особи и многих других причин. Мне неоднократно приходилось быть заведомо очень близко от крупных зверей — медведей, лосей и других, но их не видеть. Вывод о том, что колебания численности лисиц в тайге определяются обилием зимнего корма — зайца-беляка и тетеревиных птиц вполне подтверждается сопоставлением более высокой численности лисиц в 1938—1941 гг. (два разных уровня) с таким же более высоким обилием названных выше объектов питания. Позднее наблюдались колебания численности лисиц и объектов их питания, но на гораздо более низком уровне. Это бесспорно и это убеждает. Детализация же процесса лежит вне точности метода, к тому же не вычисленной.

Оперируя с материалами по питанию лесной куницы и горностая для оценки удельного веса в нем отдельных групп кормов, автор исключает все желудки с разнообразным содержимым и суммирует веса лишь однородно наполненных желудков; затем он сопоставляет эти суммы и на этой основе определяет удельный вес кормов. Естественно, что при поимке добычи, равной или превышающей по весу емкость желудка, корм будет всегда одинаков. При питании же мелкими объектами корм в желудках может быть разнообразным.

По видовому обзору предпосылается небольшое введение, где даны краткое описание природных условий и экологическая характеристика фауны исследуемой территории; завершается он небольшим обобщающим заключением. Это жаль. Хотелось бы видеть более широкий и обстоятельный анализ жизни фауны тайги вместо довольно схематизированного сопоставления с отдельными факторами среды. Автор не только организовал сбор уникального и ценнейшего материала, но и был живым свидетелем всех событий в жизни природы за 12 лет. В книге это чувствуется, но только местами и недостаточно. А у автора был пример такого подхода к вопросу в монографии А. Н. Формозова (1948)[1] по 10-летней динамике численности мышевидных грызунов и насекомоядных в Костромской обл. В тех случаях, когда автор полностью использует свои уникальные возможности живого свидетеля, его доводы приобретают большую убедительность и яркость. Так, обсуждая динамику численности лисицы, он отлично показал, что увеличение частоты встречаемости следов возникло в результате недостатка пищи, так как оно сопровождалось значительным падежом этих зверей.

В ряде случаев автор ограничивается одним утверждением своих отдельных положений, не подкрепляя их наблюдениями и цифрами. Для примера возьмем табл. 3 (стр. 17): показатели численности получены делением числа учтенных следов на среднюю длину суточного хода, но какова она, не указано. Неясно — учитывался каждый пересеченный маршрутом след или группа следов одной особи принималась за один след (что делается довольно часто).

Через всю книгу В. П. Теплова красной нитью проходит утверждение о решающей роли погодных факторов в динамике численности. С этим утверждением, конечно, можно и нужно согласиться. Однако действие их на животных очень часто бывает не прямое, а через урожайность животных и растительных кормов, степень их доступности в тот или другой сезон и т. д. Автор это признает. Прямое влияние через снежный покров, режим паводков, через низкие температуры и осадки в период размножения тетереви-

---

[1] А. Н. Формозов, 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг. Матер по грызунам, вып. 3, Изд-во Моск. о-ва испыт. природы.

ных птиц не следует, однако, смешивать с косвенным, действующим через ряд промежуточных звеньев. Такое упрощение не на пользу делу.

Если иметь в виду практические прогнозы, то урожай еловой шишки определяется погодными условиями, но его может уничтожить почти нацело шишковая огневка и листовертки. Для белки же важен только конечный результат, а погода, определившая погибший урожай, уже безразлична. Ориентируясь на погоду, можно ошибиться в прогнозе на урожай белки и т. д.

В отдельных случаях и В. П. Теплов с этим согласен. Так, он считает единственной причиной, определяющей численность лисиц в тайге, состояние запасов их зимних кормов — зайца-беляка и тетеревиных птиц. Но динамика численности белки и горностая, по его мнению, в конечном итоге определяется условиями погоды через корма. Что же касается лесных полевок, то для них наличие или отсутствие семян хвойных пород он же считает существеннее, чем дождливую или засушливую погоду лета.

Переходим к некоторым недостаткам труда, оставляя в стороне сугубо дискуссионные моменты. В разделе о лосе не оговорена невозможность его учета применявшимся методом в малоснежные зимы. В разделе о белке никак нельзя согласиться с оценкой кормности борового района в целом. Вероятно, автор исходил из кормовых достоинств его прибрежной полосы и из специфики в прокладке зимних маршрутов по лучшим угодьям, забывая об обширных и малопродуктивных пространствах водоразделов. Отсюда и представление о большей биомассе в боровом районе. Не учтены особенности работы лаек в разных природных условиях. Неубедительно и методически совершенно неверно построен график динамики численности белки в зависимости от урожая семян ели и кедра (рис. 6) Численность сопоставлена с суммарной урожайностью обеих пород, причем оценка урожая произвольно снижена для кедра в 2 раза на основании того, что он в природе встречается реже. Без надежных данных о соотношениях числа плодоносящих стволов обеих пород с весовыми соотношениями урожая их семян делать это недопустимо.

Совершенно так же автор поступил на стр. 192 с рябчиком. Он произвольно снизил данные весеннего учета в 2 раза на основе того, что весной рябчик активнее отзывается на пищик. И на таких цифрах строятся данные о динамике популяции! Почему в два раза? Для внесения корректив надо было выявить процент пропуска при осеннем учете. Без этого правильнее было бы заявить о несравнимости цифр.

Явно по недосмотру на рис. 11 в графе динамики численности горностая допущены очень грубые ошибки. Из сопоставления рисунка с табл. 39 видно, что пик численности был не в 1942, а в 1941 г. В 1938 г. численность была ниже, чем в 1939 г. и т. д. Ясно, что и соотношения с изменениями численности лесных полевок будут иные. Не учтены наличие у горностая латентного периода во время беременности и сроки цикла размножения.

Численность лесной куницы автор считает мало изменчивой. Это не совсем так. Невысокий уровень колебаний местной популяции выявляется учетами после осеннего расселения молодняка, в результате чего сезонные колебания выпадают вовсе и недоучитывается часть прибылых куниц. Безусловно верно, что у многоядной куницы редки особо благоприятные или неблагоприятные годы. Отсюда цикл в 9—11 лет. Однако пик численности создается не сразу. Он обеспечивается сочетанием благоприятных для популяции условий по сезонам за ряд лет. Это можно проследить и на материале заповедника.

Резкие колебания численности бурого медведя (табл. 56) автор объясняет миграциями, но это им прямым путем не доказано. С нашей точки зрения, значительное колебание (в 6 раз) цифр визуальных встреч зависит от элемента случайности в подобном явлении. Об этом уже было сказано.

По разделу о белой куропатке можно только добавить, что, видимо, колебания ее численности происходят по 3—4-летнему «скандинавскому» циклу.

Раздел о глухаре — хороший пример результата отказа от использования данных после 1949 г. Если бы автор использовал материалы до 1955 г., то оказалось бы, что колебания численности у глухаря не 5-кратные, а 7,5-кратные, а пик численности был не в 1948, а в 1949 г., а следующий — в 1953 г., с промежутками между ними в 6, 4 и 3 года. Важность гибели кладок для глухаря северной тайги отрицать нельзя, но вряд ли нужно придавать этому факту главное значение. Изменения численности обычно определяются сочетанием целого ряда факторов среды, и это отражается на всех этапах от периода до начала кладки и до следующей весны. Это хорошо показано Л. Сиивоненом (1957) [2] и ясно видно из материалов самого автора. Автор много места отвел дискуссии о гибели кладок с С. В. Кириковым (1949) [3]. В настоящее время, после монографии О. И. Семенова Тян-Шанского (1960) [4], вопрос можно считать решенным: такая гибель имеет место только в северной тайге и может происходить либо при дли-

---

[2] Lauri Siivonen, 1957. The problem of the short-term fluctuations in number of Tetraonidae. Papers on game research, 19. Helsinki.

[3] С. В. Кириков, 1949. Очередные вопросы изучения экологии тетеревиных птиц в заповедниках, Научн.-метод. зап., Гл. упр. по заповедникам, вып. 13. М.

[4] О. И. Семенов Тян-Шанский, 1960. Экология тетеревиных птиц северной тайги, Тр. Лапландск. гос. заповедника, вып. 5, М.

тельном оставлении гнезда глухаркой (при спугивании), либо когда она совершенно бросает насиживать.

Для рябчика автор указывает двукратные колебания численности. По нашим данным, за 1935—1955 гг. колебания эти были 21-кратные. «Пики» численности указаны для 1942 и 1948 гг., по нашим данным, они были: в 1935, 1943, 1950 и 1957 гг., причем «пик» 1935 г. был в 3—4 раза выше всех последующих.

Вызывает сомнение и табл. 17. По мнению специалистов по белке, трудно допустить, чтобы в одном участке, в один сезон белка одновременно питалась бы семенами хвойных пород и еловой почкой (1940/41, 1946/47 гг.). Возможно, что объединены данные по участкам с разной урожайностью кормов.

Книга В. П. Теплова содержит обильный, ценный и пока что во многом уникальный материал. Ею, конечно, будут широко пользоваться многие годы. И вот это-то обстоятельство и побудило нас обратить особое преимущественное внимание на целый ряд досадных методологических ее недочетов — только потому, что такого рода недочеты иногда приводят к неправильным выводам.

П. Б. Юргенсон

«ЗООЛОГИ СОВЕТСКОГО СОЮЗА». Справочник. Главный редактор акад. Е. Н. Павловский. Редакторы издания А. А. Стрелков и К. Б. Юрьев, М.— Л., 1961, 292 стр. Академия наук СССР, Зоологический институт. Цена 1 р. 16 к. в переплете, тираж 3500 экз.

В числе различных справочных изданий особое место по значению и методике составления занимают указатели имен научных работников и основных сведений о них. Сейчас в Советском Союзе издаются многие информационные библиографии о новейшей научной литературе. Но в научной работе естественно нельзя ограничиваться информацией только о печатных изданиях. Для установления контакта, получения консультаций, советов, справок обращаются к соответствующим специалистам. А для этого нужны справочники об ученых, работающих в наши дни.

В первые же годы советской власти при Академии наук была организована комиссия «Наука и научные работники СССР», составлявшая справочники о научных работниках нашей страны. Выпущенные комиссией указатели имели значение для своего времени [1]. Но поставленная перед комиссией задача была очень сложна: представить сведения о всех научных работниках нашей страны независимо от их специальности. Издания комиссии сильно запаздывали и в 1934 г. она прекратила свою деятельность.

Еще в годы работы комиссии «Наука и научные работники СССР» наметился более простой и практичный путь учета сведений о научных работниках: составление указателей ученых, работающих по отдельным специальностям. Ранним справочником такого характера была «Адресная книга ботаников СССР» (1929), составленная А. Е. Жадовским. В нее вошли указания о 1387 ботаниках.

Однако в следующие годы составлению справочников о научных работниках не уделялось необходимого внимания. Только в самое последнее время стали вновь появляться такие издания, как «Адресная книга членов Всесоюзного ботанического общества» (1958) [2] с данными о 1353 ботаниках. «Адресная книга палинологов Советского Союза» (1961 г.) [3] — сведения о 480 палинологах и, наконец, «Зоологи Советского Союза» с перечнем 2800 фамилий зоологов. Эта последняя книга выпущена в соответствии с решением координационного совещания 1958 г. в Зоологическом институте АН СССР по проблеме «Фауна СССР».

Для каждого справочника о научных работниках путем рассылки анкет собираются краткие сведения о каждом ученом. Полученные сведения лучше всего распределять по трем признакам и соответственно в трех разделах справочника: 1) алфавит фамилий со всеми данными о каждом ученом — по фамилиям чаще всего наводят справки;

---

[1] Справочники о научных работниках, выпущенные комиссией «Наука и научные работники СССР»: 1. Научные работники СССР без Москвы и Ленинграда, 1928, Л., VIII, 810 стр. (Академия наук СССР. Наука и научные работники СССР, ч. 6). 2. Научные работники Москвы. С приложением перечня научных учреждений Москвы, Л., 1930, XX, 570, 62 стр. (Академия наук СССР. Наука и научные работники СССР, ч. 4). 3. Научные работники Ленинграда. С приложением перечня научных учреждений Ленинграда, Л., 1934, XX, 723 стр., Академия наук СССР. Наука и научные работники СССР, ч. 5.

[2] Адресная книга членов Всесоюзного ботанического общества. По состоянию на 1 мая 1957 г., Л., 1958, 147 стр. Академия наук СССР, Всесоюзное ботаническое общество.

[3] Адресная книга палинологов Советского Союза, Л., 1961, 84 стр., Академия наук СССР. Всесоюзное ботаническое общество.

2) указатель по специальностям — более краткий с указанием только специальностей ученых и их фамилий и 3) такой же краткий указатель по городам — по месту жительства ученых.

В рассматриваемом справочнике, к сожалению, третьего указателя нет. Между тем, часто важно получить справку о специалистах, живущих именно в определенном городе, к которым ближе обращаться за консультацией, советом и т. п.

В основной части справочника «Зоологи Советского Союза» с алфавитом фамилий о каждом зоологе приведены такие сведения: 1) фамилия, имя и отчество, 2) иностранная транскрипция фамилии зоолога, 3) год рождения, 4) научная степень и звание, 5) занимаемая должность и адрес места работы, 6) специальность (выделено в тексте справочника курсивом) и 7) домашний адрес.

Сведения эти получены в ответ на анкеты, разработанные и разосланные Зоологическим институтом АН СССР. Сравнительно с другими аналогичными изданиями в рассматриваемом справочнике указывается иностранная транскрипция фамилий или точнее принятое каждым зоологом написание его фамилии латинским шрифтом. Это существенно не только при переписке с иностранными учеными, но и для дальнейшей унификации принципов транскрипции русских фамилий латинскими буквами.

К числу сведений, помещенных в справочнике, хотелось бы прибавить еще указания на служебный и домашний телефоны.

Конечно, существенным добавлением для характеристики каждого зоолога могли бы служить его печатные работы. Но такие библиографические указания увеличили бы размеры справочника и значительно затруднили его подготовку.

Во втором разделе справочника, в «Указателе по специальностям», повторены данные о специальностях зоологов, отмеченные в алфавитной части. Но здесь названия специальностей (акарология, арахнология, герпетология и т. д.) вынесены на первое место и вслед за ними перечисляются фамилии соответствующих специалистов. Нельзя не отметить, что библиограф, подготовляющий указатель литературы, находится в более выгодном положении сравнительно с составителем справочника о научных работниках. Библиограф просматривает интересующие его книги, статьи и относит их по содержанию к той или иной отрасли знания. Составитель справочника располагает только анкетами, полученными от ученых, с определениями специальностей, сформулированными сотнями различных лиц. В результате распределение фамилий ученых по специальностям, фактически в систематическом порядке, представляет немало трудностей. Они имели место и при подготовке справочника о зоологах. Его составители пишут по этому поводу в предисловии, что заполнявшие анкету «особенно невнимательно отнеслись к определению своей специальности».

В «Указателе по специальностям» отделы и подотделы отраслей зоологии расположены в алфавитном порядке (как уже указывалось: акарология, арахнология, герпетология и т. д.). Их можно было расположить и в логической последовательности по системе зоологических знаний. Все же алфавит в данном случае предпочтительнее в связи с тем, что не все отрасли зоологии представлены соответствующими специалистами и последовательность отделов и подотделов нарушалась бы лакунами. Но при принятом алфавите надо было перечислить отделы «Указателя по специальностям» (их число доходит до 40) в оглавлении справочника, которое отсутствует.

Без оглавления трудно также догадаться, что к первому разделу справочника с перечнем фамилий зоологов дано дополнение, напечатанное за последней буквой алфавита. Издательским работникам следует помнить, что оглавление в справочниках столь же необходимо, как и в любой другой книге.

Еще несколько слов об «Указателе по специальностям». Некоторые отделы в нем очень велики. В отделах паразитологии и энтомологии перечислено более 500 фамилий в каждом. Наведение справок по указателю с такими большими отделами крайне сложно.

Достоинство любого справочника определяется в значительной степени его полнотой. Но на анкету, рассылавшуюся при составлении указателя зоологов, ответили далеко не все «Мало помогло в этом плане, как сказано в предисловии, и специальное обращение в № 2 «Зоологического журнала» за 1960 г.» Составители использовали дополнительно данные Комитета советских биологов (с анкетными сведениями), находившиеся в распоряжении Зоологического института АН СССР. Тем не менее справочник можно еще дополнить. Это удастся сделать во втором издании. Первым изданием будут несомненно широко пользоваться. Практическое значение справочника подскажет всем зоологам необходимость внимательного отношения к заполняемым анкетам, которые являются составными частями нужного и полезного издания.

Рецензируемая книга «Зоологи Советского Союза» впервые содержит сведения о значительной части наших зоологов. Она привлечет внимание не только зоологов, но и всех интересующихся фауной нашей страны, и, в частности, краеведов и педагогов. Основная структура опубликованного издания намечена правильно. Помещенные сведения о каждом зоологе достаточны для получения основных данных о специальности, адресе и т. д. Надо пожелать, чтобы работа над справочником продолжалась для подготовки второго издания с необходимыми дополнениями и некоторыми исправлениями.

К. И. Шафрановский

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 12

СОДЕРЖАНИЕ XL ТОМА

Абрикосов Г. Г. Систематика и географическое распространение рода Fredericella (Bryozoa, Phylactolaemata) (вып. 3, стр. 334).
Абрикосов Г. Г. Рецензия на книгу Д. В. Наумова «Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных водоемов СССР» (вып. 9, стр. 1431).
Авалиани Р. Ш. Новые данные по фауне грызунов Аджарии (вып. 2, стр. 293).
Адамович В. Л. Ландшафтно-географическое размещение иксодовых клещей в Волынском Полесье (вып. 5, стр. 676).
Александрова И. В. и Красовский Л. И. О зимнем питании лосей в Кировской области (вып. 8, стр. 1246).
Алексеев А. Н. Диагностические признаки личинок некоторых видов блох рода Ceratophyllus (вып. 5, стр. 778).
Алексеев А. Н. О биологии блох Ceratophyllus (Nisopsyllus) consimilis Wagn., 1898 (Ceratophyllidae, Aphaniptera) (вып. 6, стр. 840).
Андреев В. Н. Изучение численности северных оленей и путей их миграции с помощью аэрометодов (вып. 1, стр. 117).
Антипин В. М. Новые данные по авифауне нижней части долины Сыр-Дарьи (вып. 7, стр. 1104).
Апостолов Л. Г. Вересковая пестрянка (Procris pruni Schiff.) — вредитель дуба в степных лесах Украины (вып. 8, стр. 1254).
Арифджанов К. А. и Никитина Р. Е. Обнаружение Crithidia hyalomma (O'Farrell, 1913) в клещах Hyalomma a. anatolicum (Koch, 1844) (вып. 1, стр. 20).
Арнольди К. В. Рецензия на книгу Анри Куаффе «Жесткокрылые почвы». Приложение 7-е к бюллетеню «Жизнь и среда» (вып. 5, стр. 792).
К 60-летию К. В. Арнольди (вып. 10, стр. 1587).
Артюхов П. И. Окукливание обезглавленной гусеницы Papilio podalirius L. (вып. 2, стр. 283).

Балашов Ю. С. Динамика запасных питательных веществ и определение возраста у голодных иксодовых клещей (вып. 9, стр. 1354).
Барсуков В. В. О сроках смены зубов у атлантических зубаток (Anarhichadidae) (вып. 3, стр. 462).
Безюше К. Несколько новых видов рода Bryaxis Kug. Кавказа (Coleoptera, Pselaphidae) (вып. 12, стр. 1827).
Бей-Биенко Г. Я. Рецензия на книгу Р. П. Бережкова «Саранчовые Западной Сибири» (вып. 5, стр. 791).
Бей-Биенко Г. Я. Рецензия на книгу К. Гарц «Прямокрылые (таракановые, богомоловые, прыгающие, кожистокрылые)» (вып. 6, стр. 948).
Беклемишев В. Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов (вып. 2, стр. 149).
Белизин В. И. Дубовые орехотворки рода Cynips L. (Hymenoptera, Cynipidae) (вып. 2, стр. 207).
Белизин В. И. Новые виды Eucoilidae фауны СССР (Hymenoptera, Cynipoidea) (вып. 10, стр. 1478).
Белышев Б. Ф. Вертикальные пределы распространения стрекоз в горах Алтая (вып. 7, стр. 1103).
Белышев Б. Ф. и Оводов Н. Somatochlora sahlbergi Trybom (Odonata, Insecta) в южной Сибири (вып. 12, стр. 1892).
Беляев Г. М. и Виноградов М. Е. Зоологические исследования в 31-м рейсе экспедиционного судна «Витязь» (вып. 2, стр. 303).
Беляев Г. М. и Иванов Б. Г. К вопросу о биполярности офиур рода Toporkovia Djakonov (вып. 8, стр. 1258).
Бенкевич В. И. О прогнозе массовых появлений яблоневой моли (Hyponomeuta malinellus Zell.) в Московской области (вып. 8, стр. 1164).
Беньковский Л. И. О географическом распространении ласки и ее экологии на Сахалине (вып. 11, стр. 1747).
Березанцев Ю. А. Роль зоопарков в эпизоотологии трихинеллеза (вып. 6, стр. 934).
Благовещенская Н. М., Зарубина Л. В., Кондратенко В. Ф., Макаров С. В. и Мещанникова М. Ф. Природный очаг лептоспироза hebdomadis в Ростовской области (вып. 10, стр. 1457).
Бляхер Л. Я. Рецензия на книгу Георга Ушмана «История зоологии и зоологических учреждений в Йене с 1779 по 1919 г.» (вып. 10, стр. 1588).

Бобинская С. Г. Особенности развития серой зерновой совки (Hadena sordida Bkh.) (вып. 4, стр. 536).

Богомолова Н. А. Radix ovata как один из промежуточных хозяев печеночного сосальщика (вып. 5, стр. 774).

Богословский А. С. Систематика, географическое распространение и места обитания коловраток Brachionus nilsoni Ahlstrom и B. bennini (Leissling) (вып. 4, стр. 602).

Бозина Е. Д. Возрастные изменения высоты восковых желез разных групп пчел (вып. 8, стр. 1159).

Борисов П. Г. Рецензия на книгу Г. В. Никольского «Экология рыб» (вып. 10, стр. 1590).

Борисов П. Г. и Никольский Г. В. Основные этапы развития отечественных биологических рыбохозяйственных исследований за последние 100 лет (вып. 8, стр. 1227).

Борхсениус Н. С. Новый вид щитовки семейства Diaspididae (Homoptera, Coccoidea) из Объединенной Арабской Республики (вып. 1, стр. 141).

Борхсениус Н. С. Процессы олигомеризации и полимеризации у Coccoidea (Homoptera, Insecta) (вып. 11, стр. 1597).

Бровко С. М. Птичий клещ Argas reflexus Fabr. в Павлограде (Днепропетровская область) (вып. 2, стр. 283).

Будниченко А. С. Птицы Аникеевского лесничества Кировоградской области и соседних полезащитных лесных полос (вып. 3, стр. 408).

Бурмакин Е. В. Некоторые вопросы теории акклиматизации пресноводных рыб (вып. 9, стр. 1385).

Бурчак-Абрамович Н. И. Рецензия на книгу Б. Ференса «Видовая охрана животных в Польше» (вып. 2, стр. 300).

Вайнштейн Б. А. О систематическом положении двух видов паутинных клещей (Acariformes, Tetranychidae) с описанием двух новых родов и трибы (вып. 4, стр. 606).

Валиахмедов Б. и Перель Т. С. Различия заселенности темных сероземов и лугово-болотной почвы дождевыми червями и изменения их численности под влиянием обработок в Таджикистане (вып. 12, стр. 1808).

Васильев К. А. Особенности развития и вредоносность гусениц серой зерновой совки (Hadena sordida Bkh.) (вып. 2, стр. 214).

Ващенко Д. М. О размножении карася в Каховском водохранилище (вып. 5, стр. 725).

Верещагин Н. К. Перспективы разведения на воле ондатры и болотного бобра в дельте Дуная (вып. 9, стр. 1411).

Викторов Г. А. и Кожарина Н. Ф. Пищевые связи некоторых видов фазий с вредной черепашкой и другими клопами в Краснодарском крае (Diptera, Larvaevoridae) (вып. 1, стр. 52).

Виноградова Н. М. Количественные критерии для оценки вредоносности вредной черепашки (Eurygaster integriceps Put.) (вып. 4, стр. 523).

Владимиров В. И. Новая (приустьевая) форма днепровской сельди и некоторые вопросы систематики азовско-черноморских сельдей (вып. 4, стр. 547).

Вобликова Н. В. Случай паразитирования взрослых пятиусток у северного оленя (вып. 1, стр. 129).

Гаврилов Э. И. и Залесский А. Н. О питании пустельги и кобчика в лесостепной части Центрально-Черноземной области (вып. 6, стр. 882).

Галкин Г. И. Биология и экология сибирского зеленого хрущика (Rhombonyx holosericea F.) в Туве (вып. 7, стр. 1039).

Гельцер Ю. Г. О взаимоотношениях почвенных простейших с ризосферой некоторых сельскохозяйственных растений (вып. 9, стр. 1304).

Гептнер В. Г. О географической изменчивости сеноставок (Ochotona Link, Mammalia, Lagomorpha), обитающих в Туркмении (вып. 4, стр. 621).

Гептнер В. Г. Рецензия на книгу Н. К. Верещагина «Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны» (вып. 4, стр. 629).

Владимир Георгиевич Гептнер (к шестидесятилетию со дня рождения) (вып. 11, (стр. 1748).

Герман А. Л. Степень устойчивости к водному голоданию некоторых мышевидных грызунов степной зоны (вып. 6, стр. 914).

Гиляров М. С. Международный симпозиум по почвенной фауне (вып. 2, стр. 302).

Гиляров М. С. Рецензия на книгу Луи Бонне и Реймона Тома «Почвенные раковинные амебы» (вып. 9, стр. 1430).

Гиляров М. С. Юбилейный съезд германских энтомологов и некоторые зоологические учреждения Германской Демократической Республики (вып. 11, стр. 1753).

Голиков А. Н. Экология размножения и характер яйцевых капсул некоторых видов брюхоногих моллюсков рода Neptunea (Bolten) (вып. 7, стр. 997).

Голов Б. А. Ловушка на слепыша (вып. 7, стр. 1110).

Гончарова А. А. и Буякова Т. Г. К изучению клещей семейства Haemogamasidae (Parasitiformes, Gamasoidea) в СССР (вып. 2, стр. 276).

Городков К. Б. Pantala flavescens Fabr. (Odonata, Libellulidae) в высокогорье Восточного Памира (вып. 4, стр. 610).

Гримальский В. И. Причины устойчивости сосновых насаждений к хвоегрызущим вредителям (вып. 11, стр. 1656).

Гринберг М. М. Об онтогенезе чешуи у костистых рыб (вып. 2, стр. 234).

Гринбергс А. Р. Сезонная динамика численности коллембол Neanura muscorum (Templeton, 1835) Börner, 1906 в сосняке-брусничнике (Pinetum vacciniosum) (вып. 1, стр. 137).

Громов В. В. Гидрофауна затопленной древесины Сылвенского залива Камского водохранилища (вып. 3, стр. 309).

Гроховская И. М., Дан Ван Нгы, Дао Ван Тьен, Нгуен Суан Хоэ, До Кин Тунг и То Ким Тань. Гамазовые клещи Северного Вьетнама. Сообщение 1 (вып. 10, стр. 1565).

Гроховская И. М. и Нгуен Суан Хоэ. Гамазовые клещи Северного Вьетнама. Сообщение 2 (вып. 11, стр. 1633).

Гуцевич А. В. Конференция по природноочаговым инфекциям (вып. 9, стр. 1593).

Дао Ван Тьен. О новом виде рода Nycticebus (Mammalia, Lorisidae) из Вьетнама (вып. 1, стр. 139).

Даревский И. С. Рецензия на книгу Р. Мертенса и Г. Вермут «Амфибии и рептилии Европы» (вып. 11, стр. 1749).

Дежкин В. В. Современное распространение бобров в Евразии (вып. 1, стр. 106).

Дементьев Г. П. XIII Международный орнитологический конгресс (вып. 11, стр. 1755).

Денисов В. П. Отношения малого и крапчатого сусликов на стыке их ареалов (вып. 7, стр. 1079).

Дерим Е. Н. и Львов Б. Ф. О биологии кулика-черныша (Tringa ochropus L.) в гнездовом периоде (вып. 2, стр. 290).

Джамбазишвили Я. С. Короеды высокогорной Аджарии (вып. 8, стр. 1253).

Джафаров Ш. М. Метод лова мокрецов (Diptera, Heleidae) (вып. 3, стр. 393).

Джафаров Ш. М. Рецензия на книгу А. В. Гуцевича «Кровососущие мокрецы (Diptera, Heleidae) фауны СССР. Определители по фауне СССР» (вып. 3, стр. 473).

Джафаров Ш. М. Ход суточной активности кровососущих мокрецов (Culicoides Latr.) в Прикуринской низменности (вып. 8, стр. 1214).

Дубровский Ю. А. Особенности размещения желтых и малых сусликов в области их совместного обитания (вып. 12, стр. 1868).

Дулькин А. Л. Химизм воды озер Южного Урала и Зауралья и моллюски (вып. 10, стр. 1461).

Дядечко Н. П. Новый вид пузыреногих (Thysanoptera) из Прибалхашья (вып. 8, стр. 1251).

Егоров Н. Н., Рубцова Н. Н. и Соложеникина Т. Н. Дубовая листовертка в Воронежской области (вып. 8, стр. 1172).

Елисеева В. И. О размножении полевого воробья в искусственных гнездовьях (вып. 4, стр. 583).

Жуковский С. Г. Влияние температуры воздуха и интенсивности освещенности на поведение овсяной шведской мухи (вып. 3, стр. 386).

Загуляев А. К. Грибные моли рода Triaxomera Zag. (Lepidoptera, Tineidae, Nemapogoninae) (вып. 1, стр. 36).

Загуляев А. К. Новые виды грибных молей рода Nemapogon Schr. (Lepidoptera, Tineidae) (вып. 8, стр. 1184).

Зайцев Ю. П. Приповерхностный пелагический биоценоз Черного моря (вып. 6, стр. 818).

Земская А. А. Новый вид птичьих клещей Dermanyssus grochovskae Zemskaja sp. n. (вып. 1, стр. 134).

Зенкевич Л. А. Самуил Львович Соболь (вып. 8, стр. 1268).

Зубко Я. П. и Остряков С. И. О размножении слепушонки (Ellobius talpinus Pallas) на юге Украины (вып. 10, стр. 1573).

Иванов А. В. Новые погонофоры из восточной части Тихого океана. Сообщение 1. Galathealinum brachiosum sp. n. (вып. 9, стр. 1378).

Иванов К. А. Динамика численности блох сусликов Citellus pygmaeus Pall. в разные годы и ее связь с метеорологическими условиями (вып. 1, стр. 31).

Ивлев В. С. и Сущеня Л. М. Интенсивность водного и атмосферного дыхания некоторых морских ракообразных (вып. 9, стр. 1345).

Иголкин Н. И. Находка Leptopsylla sicistae Tifl. et Kolp., 1936 (Aphaniptera) в Восточном Салаире, (вып. 3, стр. 462).

Ильенко А. И. и Загородняя Г. Ю. Значение искусственных гнездовий для ночевок некоторых птиц-дуплогнездников зимой (вып. 11, стр. 1736).

Ильичев В. Д. III Всесоюзная конференция молодых ученых-биологов (вып. 10, стр. 1595).

Ильичев В. Д. Некоторые закономерности эволюции наружного уха позвоночных (вып. 12, стр. 1795).

Ильичев В. Д. и Извекова Л. М. Некоторые особенности функционирования наружного отдела слухового анализатора птиц (вып. 11, стр. 1704).

Иноземцев А. А. Об экологии синицы-московки (Parus ater ater L.) (вып. 12, стр. 1862).

Исмагилов М. И. О типах поселений степного сурка (Marmota bobac Müll.) и влиянии его на растительность районов освоения целинных земель в Казахстане (вып. 6, стр. 905).

Ишунин Г. И. Выдра в Узбекистане (вып. 11, стр. 1745).

Каджая Г. Ш. Новый вид клещей семейства Tyroglyphidae (Acarina, Tyroglyphoidea) (вып. 6, стр. 936).

Капитонов В. И. Экологические наблюдения над пищухой (Ochotona hyperborea Pall.) в низовьях Лены (вып. 6, стр. 922).

Карасева Е. В. Влияние распашки целины на образ жизни и территориальное распределение мышевидных грызунов в Северном Казахстане (вып. 5, стр. 768).

Карпевич А. Ф. Адаптивный характер морфологии сперматозоидов и яиц двустворчатых моллюсков (вып. 3, стр. 340).

Карташев Н. Н. Птицы Командорских островов и некоторые предложения по ра-

циональному их использованию (вып. 9, стр. 1395).

Жасимов Р. Ю. Суточный ритм двигательной активности у некоторых видов осетровых рыб и их гибридов (вып. 1, стр. 63).

Касьяненко В. Г. Рецензия на книгу В. Н. Жеденова «Общая анатомия домашних животных» (вып. 1, стр. 144).

Касьяненко В. Г. Принципы филогенетического изменения органов и их значение для выяснения физиологической сущности эволюционных преобразований органов и систем (вып. 12, стр. 1759).

Кауфман З. С. Развитие и строение трахейной системы Lithobius forficatus L. (Chilopoda) (вып. 4, стр. 503).

Келейникова С. И. Личинка Cyphogenia aurita Pall. (Tenebrionidae, Coleoptera) (вып. 5, стр. 776).

Кирпиченко М. Я. Новая форма личинки Cryptochironomus serrancus sp. n. (Diptera, Tendipedidae) (вып. 5, стр. 780).

Клосовский Б. Н. и Балашова Е. Г. О различных конструкциях кровеносной системы мозга агам (вып. 2, стр. 251).

Ковальский В. В. и Летунова С. В. Роль фито- и зоопланктона водоемов в миграции кобальта (вып. 6, стр. 809).

Константинов К. Г. Морская минога (Petromyzon marinus L.) у побережья Мурмана (вып. 6, стр. 938).

Константинова Н. А. Об экологии и относительной численности сазана Нижней Волги в 1957—1959 гг. (вып. 6, стр. 873).

Коренберг Э. И. и Семенова Л. П. К эпизоотологии лептоспироза среди насекомоядных (вып. 6, стр. 942).

Корнева К. Т. О фауне и личиночных биотопах мокрецов рода Culicoides (Diptera, Heleidae) в Воронежской области (вып. 11, стр. 1733).

Короткевич В. С. Новый вид немертин и его положение в системе (вып. 9, стр. 1416).

Крафт В. А. Перекочевки водяных полевок (Arvicola terrestris) и их роль в формировании туляремийных эпизоотий (вып. 12, стр. 1883).

Кривошеина Н. П. Личинки двукрылых, питающихся дождевыми червями (вып. 5, стр. 715).

Критская Т. И. Значение енотовидной собаки в биоценозе Манычской степи (вып. 5, стр. 788).

Крылова К. Т., Варшавский С. Н., Шилова Е. С., Шилов М. Н., Подлесский Г. И. и Комардина М. Г. Особенности межвидового контакта в поселениях больших песчанок в Северном Приаралье (вып. 3, стр. 434).

Куницкий В. Н. Об условиях среды обитания блох песчанок на юго-западе Азербайджанской ССР (вып. 6, стр. 848).

Курсков А. Н. Интересный случай перелета двухцветного кожана (вып. 7, стр. 1108).

Курт Л. А. Некоторые вопросы экологии почвенных малощетинковых червей семейства Enchytraeidae (вып. 11, стр. 1625).

Кусакин О. Г. Представители нового для фауны СССР семейства Jaeropsidae (Crustacea, Isopoda, Asellota) в дальневосточных морях (вып. 5, стр. 666).

Кучин А. П. Экология некоторых пернатых хищников Бие-Катунского междуречья (вып. 5, стр. 730).

Лабунец Н. Ф. и Кафарская Д. Г. Новые блохи из Таджикистана (вып. 9, стр. 1423).

Ларионов В. Ф. и Сыроечковский Е. Е. I Восточносибирская орнитологическая конференция (вып. 3, стр. 475).

Ларионов П. Д. Об условиях зимовки гадюк на северной границе их распространения в долине Лены (вып. 2, стр. 289).

Лашманова Н. Н. Рецензия на книгу «Животный мир Советской Буковины». Труды экспедиции по комплексному изучению Карпат и Прикарпатья, т. VII (вып. 6, стр. 949).

Леонтьева М. Н. О размножении больших песчанок (Rhombomys opimus Licht.) (вып. 12, стр. 1784).

Линдберг Г. У. Связь европейских рек с реками Северной Америки и Североатлантический разрыв (вып. 5, стр. 651).

Линдберг Г. У. и Стрелков А. А. Рецензия на «Японскую зоологическую энциклопедию, иллюстрированную цветными рисунками» (вып. 7, стр. 1116).

Литвишко Н. Т. Случай развития личинок травняка (Gastrophilus peccorum F.) в зобе петуха (вып. 10, стр. 1577).

Лозан М. Н. Определение возраста лесной (Dyromys nitedula Pall.) и орешниковой (Muscardinus avellanarius L.) сонь (вып. 11, стр. 1740).

Лозинский В. А. О коррелятивной зависимости между весом куколок и количеством и весом яиц непарного шелкопряда (вып. 10, стр. 1574).

Лопатин И. К. О новых видах жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) из Таджикистана (вып. 2, стр. 201).

Любицкая А. И. Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на метамерию тела рыб. Сообщение 1 (вып. 3, стр. 397).

Любицкая А. И. Рецензия на книгу Н. Н. Дислера «Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб» (вып. 4, стр. 628).

Любицкая А. И. и Дорофеева Е. А. Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на метамерию тела рыб. Сообщение 2. Влияние ультрафиолетовых лучей на выживание и метамерию тела Esox lucius L. и Acerina cernua L. (вып. 7, стр. 1046).

Мазепова Г. Ф. Морфология Cyclops kolensis Lill. из разных местообитаний (вып. 10, стр. 1465).

Маилян Р. А. Новый метод определения плодовитости рыб с мелкими икринками (вып. 8, стр. 1261).

Маловицкая Л. М. Распределение диаптомид (Copepoda, Calanoida) в Рыбинском водохранилище (вып. 3, стр. 457).

Мамаев Б. М. Описание галлицы Apriorius smirnovi Mamajev sp. n. (Itonididae, Diptera) (вып. 4, стр. 614).
Мамаев Б. М. Галлицы СССР. Сообщение 1. Новые виды рода Camptomyia Kieffer (Itonididae, Diptera) (вып. 11, стр. 1677).
Мамаев Б. М. и Семенова Л. М. Особенности строения кутикулы и кутикулярных образований личинок насекомых-ксилобионтов как приспособления к условиям жизни в древесине (вып. 3, стр. 351).
Мамаева Г. Б. Некоторые закономерности линейного роста скелета серебристо-черных лисиц (вып. 10, стр. 1557).
Мамбетжумаев А. М. К экологии бухарского оленя (Cervus elaphus bactrianus Lydekker) (вып. 11, стр. 1725).
Марин С. Н. и Ротшильд Е. В. Экологическое и эпизоотологическое значение ночной активности больших песчанок (вып. 2, стр. 264).
Марисова И. В. и Владышевский Д. В. О биологии белозобого дрозда (Turdus torquatus L.) на Украине (вып. 8, (стр. 1240).
Маслов А. В. Материалы по экологии развития кровососущих комаров. Сообщение 3. Выживаемость в ходе развития у комаров группы Culiseta (вып. 4, стр. 616).
Маслов А. В. Материалы по экологии развития кровососущих комаров. Сообщение 6. Условия питания и ротовые органы личинок комаров группы Culiseta (вып. 6, стр. 865).
Матвеев Б. С. О зависимости развития головного мозга позвоночных от темпов развития органов чувств и условий существования (вып. 12, стр. 1778).
Махотин А. А. и Давыдова Э. Д. Морфологическое и функциональное значение элементов ротового аппарата гусениц некоторых бабочек (вып. 12, стр. 1842).
Мельникова Т. Г. О развитии и распространении клеща Dermacentor marginatus Sulz. в условиях горно-лесного Крыма (вып. 6, стр. 826).
Мержеевская О. И. О пищевой специализации совок — огородной (Polia oleracea L.) и отличной (P. dissimilis Knoch) (вып. 5, стр. 707).
Мержеевская О. И. Возрастные изменения гусениц совок — огородной (Polia oleracea L.) и отличной (P. dissimilis Knoch.) (вып. 6, стр. 859).
Милейковский С. А. Полихеты Sphaerosyllus erinaceus Claparede и Phalacrophorus pictus Greeff в планктоне Баренцева моря (вып. 7, стр. 1099).
Милейковский С. А. Полихета Nereis virens Sars в Кольском заливе (вып. 9, стр. 1421).
Миронов Н. П., Климченко И. З., Колесников И. М. Рецензия на сборники «Грызуны и борьба с ними», вып. V и VI (вып. 2, стр. 298).
Михайлов В. В. и Теплый Д. Л. О токсичности сине-зеленых водорослей реки Волги. Сообщение 1 (вып. 11, стр. 1619).
Михайлов К. И. и Таранов Г. Ф. О газообмене в клубе зимующих пчел (Apis mellifera) (вып. 10, стр. 1485).
Михайлова Р. С., Покровская Е. В. и Гусев В. М. Возможная роль некоторых диких птиц в эпизоотологии лептоспирозов (вып. 11, стр. 1738).

Мончадский А. С. Понятие о факторах в экологии (вып. 9, стр. 1299).
Монченко В. И. О видовой самостоятельности Acanthocyclops americanus (Marsh) и нахождении его в СССР (вып. 1, стр. 13).
Мусаев М. А. и Вейсов А. М. Новые виды кокцидий рода Eimeria из серого хомячка (Cricetulus migratorius Pallas, 1770) (вып. 7, стр. 971).
Мяло И. И. О полиморфизме вида Babesiella ovis Babes, 1892 (вып. 10, стр. 1453).

Насимович А. А. Некоторые общие вопросы и итоги акклиматизации наземных животных (вып. 7, стр. 957).
Нарзикулов М. Н. О нахождении тлей подсемейства Phloemyzinae (Aphidoidea) в Средней Азии (вып. 4, стр. 611).
Наумов Н. П. I Международный териологический симпозиум (вып. 4, стр. 634).
Наумов Н. П. Первое всесоюзное совещание по млекопитающим (вып. 11, стр. 1756).
Нейман А. А. О закономерностях роста восточносибирского сига в дельте Енисея (вып. 2, стр. 286).
Нейфельдт И. А. Питание воробьиных птиц в южной Карелии (вып. 3, стр. 416).
Никитенко М. Ф. Рецензия на книгу Н. А. Бобринского «Животный мир и природа СССР» (вып. 11, стр. 1750).
Новиков Н. П. Новые данные о распространении палтусов и некоторых других промысловых рыб в Беринговом море (вып. 10, стр. 1510).

Обухова З. И. Вредная малакофауна садов и огородов Андижанской области (вып. 1, стр. 132).
Одинцов В. С. Зимнее развитие личинок мошек (Diptera, Simuliidae) (вып. 12, стр. 1832).
Ордынский Л. Л. Применение новой фотографической методики при изучении круговых танцев пчел (вып. 11, стр. 1651).
Орлов В. Н. Возрастная изменчивость черепа кулана (Equus hemionus Pall.) (вып. 4, стр. 592).
Очаповский В. С. Наблюдения над гнездованием некоторых видов воробьиных птиц Закавказья (вып. 2, стр. 292).
Ошмарин П. Г., Беседнов Л. Н., Фам Куат, Нгуен Хыонг, Парухин А. М. Случаи обнаружения угрей в теле других рыб (вып. 12, стр. 1896).

Павлинин В. Н. Совещание о кунице (вып. 8, стр. 1274).
Павлов А. Н. О весенне-летнем питании лисицы в Приморском и Ильменном районах Северо-Западного Прикаспия (вып. 4, стр. 624).

Павлов А. Н. Новое место нахождения северокитайского цокора (Myospalax psilurus) в Восточной Монголии (вып. 5, стр. 748).
Павлов П. И. Морфометрическая характеристика днепровской тарани и ее хозяйственное значение (вып. 2, стр. 244).
Павловский Е. Н. Задачи зоологии в связи с Постановлением Пленума ЦК КПСС, принятым 18 января 1961 года, и предстоящим XXII съездом КПСС (вып. 9, стр. 1277).
Палий В. Ф. О количественных показателях при обработке фаунистических материалов (вып. 1, стр. 3).
Панов А. А. Рост ганглиев центральной нервной системы китайского дубового шелкопряда (Antheraea pernyi Guér., Lepid.) на протяжении индивидуального развития (вып. 5, стр. 694).
Паровщиков В. Я. Учет бобров под Архангельском (вып. 3, стр. 466).
Паровщиков В. Я. Корма речных бобров под Архангельском (вып. 4, стр. 623).
Паровщиков В. Я. О питании лесной куницы под Архангельском (вып. 7, стр. 1112).
Пастухов В. Д. К экологии оляпок, зимующих в истоке Ангары (вып. 10, стр. 1536).
Петров А. К. Закономерности индивидуального развития сердца у лося (вып. 3, стр. 447).
Петров Б. М. К систематике и возрастной изменчивости сурка Мензбира (Marmota menzbieri Kaschk.) (вып. 1, стр. 93).
Петров К. М. Биоценозы рыхлых грунтов черноморской части подводного склона Таманского полуострова (вып. 3, стр. 318).
Петровский Ю. Т. Особенности экологии крапчатого суслика в Белоруссии (вып. 5, стр. 736).
Плоткин В. А. Строение зубов эмбрионов усатых китов (вып. 12, стр. 1901).
Поливанова Е. Н. Развитие пищеварительной системы и мальпигиевых сосудов у Scutelleridae (Hemiptera, Pentatomoidea) (вып. 4, стр. 512).
Пономаренко В. П. Raya lintea Fries на границе Норвежского и Баренцева морей (вып. 8, стр. 1260).
Попов В. В. Об эволюции пчелиных родов Protosomia Ducke и Chelostomopsis Ckll. (Hymenoptera, Megachilidae) (вып. 3, стр. 359).
Порфирьева Н. А. К зоогеографии планарий СССР (вып. 3, стр. 454).
Поярков Д. В. Новые данные о серой крысе (Rattus norvegicus Berk.) в природных биотопах Европейской части СССР (вып. 10, стр. 1552).
Пучков В. Г. Новые род и два вида из трибы Halticini Kirk. (Miridae, Heteroptera) из восточной части Украины (вып. 1, стр. 25).
Пшеничникова Н. М. Влияние лесных полос и характера землепользования полей на энтомофауну межполосных пространств (вып. 9, стр. 1364).

Расс Т. С. Новая глубоководная рыба Prososcopa stilbia Rass gen. n., sp. n из Индийского океана (вып. 12, стр. 1858).
Рафес П. М. Вопросы энтомологии на V Всемирном лесном конгрессе (вып. 7, стр. 1119).
Решетников Ю. С. О связи между количеством жаберных тычинок и характером питания у гольцов рода Salvelinus (вып. 10, стр. 1571).
Рожков А. С. Биология тахины мазицеры (Masicera zimini Kol.) — паразита сибирского шелкопряда (вып. 1, стр. 60).
Ротшильд Е. В. Особенности географического распределения поселений больших песчанок и элементарных очагов чумы в Приаральских Каракумах (вып. 5, стр. 749).
Рубцов И. А. Симпатрические виды мошек группы Eusimulium latipes (Mg.) и циклы их развития (вып. 2, стр. 222).
Рубцов И. А. Некоторые итоги и перспективы интродукции и акклиматизации энтомофагов (вып. 5, стр. 637).
Рубцова Н. Н. О развитии яиц зеленой дубовой листовертки (Tortrix viridana L.) в районе Воронежа (вып. 11, стр. 1665).
Руднев Ф. Ф. Расселение выдры (Lutra lutra L.) в бассейне реки Быстрой Сосны (вып. 3, стр. 468).
Русанова М. Н. Междуведомственное совещание по проблеме: «Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии» (вып. 5, стр. 794).
Рухлядев Ю. П. Удельный вес зоопланктона в общем стоке Волги при ненарушенном гидрологическом режиме (вып. 4, стр. 490).

Савваитова К. А. О систематическом положении камчатских гольцов рода Salvelinus (вып. 11, стр. 1696).
Савченко Е. Н. О фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Тувы (вып. 12, стр. 1893).
Садыков Ж. К морфологии спинного мозга млекопитающих (вып. 6, стр. 900).
Самохвалова Г. В., Грищенко Л. К., Орлова И. В. и Скачкова З. А. Влияние влажности воздуха и влаги, содержащейся в листьях, на развитие и жизнеспособность гусениц тутового шелкопряда (Bombyx mori L.) (вып. 8, стр. 1192).
Сапоженков Ю. Ф. Распространение каракала (Felis caracal Schr.) в Туркмении (вып. 2, стр. 295).
Сапоженков Ю. Ф. К распространению и экологии барханного кота (Felis margarita) в Восточной Туркмении (вып. 7, стр. 1086).
Сапоженков Ю. Ф. Об экологии степного кота (Felis libyca Forst.) в Восточных Каракумах (вып. 10, стр. 1585).
Световидов А. Н. О происхождении некоторых амфибореальных тресковых и сельдевых в связи с составом их паразитофауны (вып. 9, стр. 1335).
Свешников В. А. Пелагические личинки полихет Белого моря (вып. 2, стр. 164).
Свириденко П. А. Сравнительная оценка привлекательности семян деревьев и кустарников для мышевидных грызунов (вып. 5, стр. 763).

Севастьянов В. Д. О продолжительности жизни в воде удлиненного клеща (Tyrophagus noxius A. Zachv.) (вып. 3, стр. 461).
Севастьянов Г. Н. Состав и стации синичьих стай (вып. 12, стр. 1899).
Сегаль А. Н. и Орлова С. А. Появление бобров в Карелии (вып. 10, стр. 1580).
Семашко Л. Л. Полевой и домовый воробьи как носители клещей в Туркмении. Сообщение 2 (вып. 7, стр. 1070).
Семенов М. Я. Об особенностях распределения эмбрионов у некоторых видов мышевидных грызунов (вып. 11, стр. 1743).
Семенова Л. М. Зависимость строения кутикулы губоногих многоножек (Chilopoda) от условий существования (вып, 5. стр. 686).
Сергеев А. Ф. О Leptoconops bezzii Noe. (Diptera, Heleidae) в Адыгее (вып. 11, стр. 1732).
Сергеева З. Д. и Левкович В. Г. О строении полового аппарата некоторых синантропных мух (вып. 5, стр. 719).
Синадский Ю. В. Вредная энтомофауна лоха (джиды) в тугайных лесах Средней Азии и Казахстана (вып. 7, стр. 1019).
Скалон В. Н. Задачи охотничьего хозяйства к XXII съезду КПСС (вып. 9, стр. 1291).
Скворцов Б. П. Эколого-фаунистический обзор грызунов некоторых районов Средней Азии и Северо-Запада РСФСР в связи с природной очаговостью трансмиссивных заболеваний (вып. 3, стр. 427).
Слабый Отто. О некоторых процессах, протекающих путем вторичной рекапитуляции (вып. 12, стр. 1770).
Слепян Э. И. Приобретение способности вызывать образование галлов и терат как этап эволюции пищевой специализации на примере галлиц Itonididae s. l. (Diptera, Nematocera) (вып. 10, стр. 1495).
Соколов В. Е. Строение и причины возникновения кожных наростов у японских китов (Eubalaena glacialis sieboldii Gray) (вып. 9, стр. 1427).
Соколов И. И. Рецензия на книгу Ингрид Шпаринг «Личинки гидрахнелл, их развитие в период паразитирования и их систематика» (вып. 8, стр. 1263).
Соколова З. А. Строение глаза слепушонки обыкновенной (Ellobius talpinus Pallas, 1770) (вып. 2, стр. 269).
Сокольская Н. Л. Новые данные о географическом распространении олигохеты Branchiura sowerbyi Bedd. и некоторые сведения по экологии вида (вып. 4, стр. 605).
Солдаткин И. С., Новокрещенова Н. С., Руденчик Ю. В., Островский И. Б. и Левошина А. И. Опыт изучения активности питания блох больших песчанок в природных условиях с применением радиоактивных индикаторов (вып. 11, стр. 1647).
Солецкий Г. К. Некоторые результаты исследования повадок хищных птиц и их применение для фаунистических целей (вып. 1, стр. 84).
Солецкий Г. К. Видовой состав и численность грызунов Западного Устюрта (вып. 5, стр. 782).
Соснина Е. Ф. О паразитофауне малой белозубки (Crocidura suaveolens Pallas) (вып. 4, стр. 498).
Спановская В. Д. Стенофагия и эврифагия у рыб подсемейства Gobioninae (вып. 10, стр. 1516).
Столяров В. П. Закономерности и особенности формирования фауны паразитов рыб в водохранилищах равнинных рек Европейской части СССР (вып. 8, стр. 1125).
Страутман Ф. И. II Всесоюзная конференция по вопросам зоогеографии суши (вып. 6, стр. 953).
Стриганова Б. Р. Морфологические особенности и определительная таблица личинок пыльцеедов подсемейства Alleculinae (Coleoptera, Alleculidae) (вып. 2, стр. 193).
Стугрен Б. и Попович Н. Анализ изменчивости внешних признаков жерлянок Румынии (вып. 4, стр. 568).
Суханов В. Б. Некоторые вопросы филогении и системы Lacertilia (seu Sauria) (вып. 1, стр. 73).

Тарасов Н. И. Рецензия на книгу «Биологическое обоснование развития кефального хозяйства восточного Сиваша и Молочного лимана» (вып. 3, стр. 472).
Тарасов Н. И. О морском обрастании (вып. 4, стр. 477).
Татаринов К. А. О роющей деятельности малой водяной полевки на субальпийских лугах Карпат (вып. 5, стр. 786).
Терентьев П. В. Третье биометрическое совещание (вып. 9, стр. 1433).
Ткаченко А. А. Байбак, его промысловое и сельскохозяйственное значение (вып. 11, стр. 1715).
Тобиас В. И. Новый род из трибы Doryctini (Hymenoptera, Braconidae) и его таксономическое значение (вып. 4, стр. 529).
Торсуков С. Н. К методике разбора донных гидробиологических проб (вып. 2, стр. 275).
Треус В. Д. и Стекленев Е. П. О так называмых «лепоридах» (вып. 6, стр. 945).
Троицкий С. К. Кавказский речной бычок в бассейне Дона (вып. 4, стр. 620).

Узаков У. Я. Омовампиризм у иксодовых клещей (вып. 4, стр. 608).
Успенская А. В. Влияние Dactylogyrus vastator Nybelin, 1924 (Monogenoidea, Dactylogyridae) на организм карпа (вып. 1, стр. 7).
Утробина Н. М. Второе научно-производственное совещание по борьбе с почвообитающими вредителями (вып. 9, стр. 1434).
Ушатинская Р. С. Физиологические особенности развития гусениц китайского дубового шелкопряда (Antheraea pernyi G.-M.) при длинном и коротком световом дне (вып. 7, стр. 1030).

Фатеев К. Я., Хромова М. В. и Тузова Л. С. Изменчивость внутренних

органов у серебристо-черных лисиц (Vulpes fulvus Decm.) (вып. 7, стр. 1090).
Федоров В. Г. О приспособлении некоторых моллюсков к высыханию водоема (вып. 1, стр. 133).
Федосеева Л. И. К экологии злаковых мух Meromyza (Diptera, Chloropidae) в Московской области (вып. 8, стр. 1205).
Федюшин А. В. О природных ресурсах кормового белка в водоемах СССР и путях их использования для нужд животноводства (вып. 2, стр. 159).
Фелл Х. Б. Биполярный род Ophiuroidea — Toporkovia Diakonov (вып. 8, стр. 1257).
Филатова З. А. Рецензия на книгу О. А. Скарлато «Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд Dysonta)». Определители по фауне СССР, вып. 71, 1960 (вып. 7, стр. 1118).
Филиппов Н. Н. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых (вып. 3, стр. 372).
Филиппова Н. А. Материалы по клещам подсемейства Argasinae. Сообщение 1. Взрослые клещи и личинки рода Argas Latr. группы «reflexus» (вып. 12, стр. 1815).
Фирчук Р. П. О вертикальном распространении и численности снежной полевки [Microtus (Chionomys) nivalis Martins] в Восточных Карпатах (вып. 2, стр. 294).
Флинт В. Е. и Головкин А. Н. Значение хребта Танну-Ола как зоогеографической преграды и происхождение пустынно-степной фауны Тувы (вып. 4, стр. 556).
Фомушкин В. М. Опыт борьбы с водяной полевкой на закрытом водоеме городского типа (вып. 12, стр. 1899).

Хлебович В. В. Нахождение архианнелиды Nerilla antennata O. Schmidt на побережье Баренцева моря (вып. 1, стр. 130).
Хмелевская Н. В. О биологии алтайской пищухи (вып. 10, стр. 1503).
Хохуткин И. М. О распространении наземных моллюсков на Урале (вып. 2, стр. 178).

Чеботарева Р. С. и Полищук В. П. Новое о возбудителе гонгилонематоза — Gongylonema pulchrum Molin (1857) (вып. 7, стр. 976).
Черепанов А. И. Симпозиум по проблеме сибирского шелкопряда (вып. 8, стр. 1272).
Чернов Ю. И. К изучению животного населения почв арктических тундр Якутии (вып. 3, стр. 326).
Черны В. К диагностике клеща Ixodes hexagonus Leach по личинкам и нимфам (вып. 2, стр. 184).
Чернышев В. Б. Время лёта различных насекомых на свет (вып. 7, стр. 1009).
Численко Л. Л. Роль Harpacticoida в биомассе мезобентоса некоторых биотопов фитали Черного моря (вып. 7, стр. 983).

Шапиро Д. С. Обзор фауны земляных блошек Крыма (Coleoptera, Chrysomelidae, Halticinae) (вып. 6, стр. 833).
Шапошников Г. Х. и Елисеев Э. И. Жизненные циклы тлей (Aphididae) в связи с биохимическим составом их первичных и вторичных хозяев (вып. 2, стр. 189).
Шапошникова Г. Х. Рецензия на книгу «Биологические основы рыбного хозяйства» (вып. 8, стр. 1265).
Шафрановский К. И. Рецензия на справочник «Зоологи Советского Союза» (вып. 12, стр. 1906).
Шварц С. С. О работах Института териологии Польской Академии наук (вып. 7, стр. 1121).
Шевкунова Е. А. и Засухин Д. Н. О восприимчивости к Toxoplasma gondii некоторых видов диких животных (вып. 11, стр. 1611).
Шевченко В. Г. Особенности постэмбрионального развития четырехногих клещей-галлообразователей (Acariformes, Eriophyidae) и некоторые замечания по систематике Eriophyes laevis (Nal., 1889) (вып. 8, стр. 1143).
Шестаков В. И. К биологии комара Aedes togoi Theob. (вып. 2, стр. 284).
Ширанович П. И. и Чумакова Т. В. Об экспериментальном изучении переноса птицами блох грызунов (вып. 4, стр. 577).
Шкорбатов Г. Л. Внутривидовая физиологическая изменчивость у водных пойкилотермных животных (вып. 10, стр. 1437).
Шлапак Г. Д. О питании скворца в гнездовой период (вып. 7, стр. 1006).
Шлугер Е. Г. и Жмаева З. М. О новом виде клещей-краснотелок из рода Neoschöngastia (Acariformes, Trombiculidae) (вып. 2, стр. 281).
Шпет Г. И. О поедании моллюсков карпами (вып. 6, стр. 939).
Шпет Г. И., Харитонова Н. Н. и Бакуненко Л. А. К сравнительной морфологии жаберного аппарата карася и карпа в связи с различиями в их питании (вып. 11, стр. 1691).
Штейн Г. А. К систематике Urceolariidae (Infusoria, Peritricha) (вып. 8, стр. 1137).
Шубин И. Г. Об экологии слепушонки в Центральном Казахстане (вып. 10, стр. 1542).
Шульман Г. Е. и Демидов В. Ф. Изменение жирности сардины (Sardinella aurita Vallenciennes) района Дакара в преднерестовый период годового цикла (вып. 10, стр. 1532).
Шунтов В. П. Миграции и распределение морских птиц в юго-восточной части Берингова моря в весенне-летний период (вып. 7, стр. 1058).
Шура-Бура Б. Л. и Харламов В. П. Радиоавтография как метод выявления меченых грызунов и их эктопаразитов при изучении вопросов миграции (вып. 2, стр. 258).
Шуровенков Б. Г. Биологические особенности личинок пшеничного трипса (Haplothrips tritici Kurd.) в условиях Сибирского Зауралья (вып. 10, стр. 1568).

Щербак Н. Н. Кладки яиц некоторых пресмыкающихся (вып. 6, стр. 941).

Эйгелис Ю. К. Некоторые особенности размещения гнезд сойки (вып. 3, стр. 465).
Эйгелис Ю. К. Питание и хозяйственное значение грача (Corvus frugilegus L.) в условиях Белгородской области РСФСР (вып. 6, стр. 888).
Юргенсон П. Б. Рецензия на книгу В. П. Теплова «Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги» (вып. 12, стр. 1903).

Яблоков-Хнзорян С. М. О роли зональности в процессе эволюции (вып. 6, стр. 797).
Язан Ю. П. Влияние температуры воздуха на активность лосей во время осенне-зимней миграции (вып. 3, стр. 469).
Яхонтов В. В. Трипсы рода Rhopalandrothrips Priesn. (Thysanoptera, Thripidae) в фауне Евразии (вып. 10, стр. 1470).
Яшнов В. А. Скоростная планктическая сеть (вып. 1, стр. 122).
Яшнов В. А. Водные массы и планктон. 1. Виды Calanus finmarchicus s. l, как индикаторы определенных водных масс (вып. 9, стр. 1314).

Севастьянов Г. Н. Состав и стации синичьих стай 1899
Фомушкин В. М. Опыт борьбы с водяной полевкой на закрытом водоеме городского типа 1899
Плоткин В. А. Строение зубов эмбрионов усатых китов 1901

Рецензии

Юргенсон П. Б. Рецензия на книгу В. П. Теплова «Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги» . 1903
Шафрановский К. И. Рецензия на справочник «Зоологи Советского Союза» 1906

Содержание XL тома 1908

CONTENTS

Editorial note 1757
Kasyanenko V. G. Principles of a phylogenetic change in the organs and their importance for the physiological essence of evolutionary transformations of the organs and systems 1759
Slaby Otto. On some processes that run by means of the secondary recapitulation 1770
Matveyev B. S. On the dependence of the development of the Vertebrate brain upon the developmental rate of the sense organs and the conditions of existence 1778
Ilyichev V. D. Some regularities in the evolution of the external ear of the Vertebrates 1795
Valiakhmedov B. and Perel T. S. Differences in earthworm population in dark sierozem (desert dark grey soil) and meadow-marshy soils, and changes in their population density under the effect of soil cultivation in Tajikistan 1808
Filippova N. A. Material on the ticks belonging to the subfamily Argasinae. Part I. Adult ticks and larvae of the genus Argas Latr., group «reflexus» . . 1815
Besuchet Claude. Quelques Bryaxis nouveaux du Caucase (Coleoptera, Pselaphidae) 1827
Odintsov V. S. Development of Simuliid-larvae (Diptera) in winter . . . 1832
Makhotin A. A. and Davydova E. D. Morphology and functional importance of the elements of mouth apparatus in the caterpillars of some moths . . 1842
Rass T. S. Prososcopa stilbia Rass gen. n., sp. n.— a new deep sea fish from the Indian Ocean 1858
Inozemtsev A. A. On the ecology of the tomtit Parus ater ater L. . . . 1862
Dubrovsky Yu. A. Peculiarities of the distribution of Citellus pygmaeus Pall. and C. fulvus Licht. in the regions of their joint dwelling 1868
Leontyeva M. N. On the reproduction of Rhombomys opimus Licht. . . . 1874
Kraft V. A. Migrations of water voles (Arvicola terrestris L.) and their role in the formation of epizooties of tularemia 1883

Notes and Comments

Belyshev B. F. and Ovodov N. Somatochlora sahlbergi Trybom (Odonata, Insecta) in South Siberia 1892
Savchenko E. N. On the crane-fly fauna (Diptera, Tipulidae) of the Tuva . 1893
Oshmarin P. G., Besednov L. N., Fam-Kuat, Nguyen-Hyong and Parukhin A. M. An instance of finding eels in the body-cavity of other fishes 1896
Sevastyanov G. N. Composition and stations of tomtit flocks 1899
Fomushkin V. M. An experiment on the control of the water-vole (Arvicola terrestris L.) in a closed waterbody of the urban type 1899
Plotkin V. A. Theeth structure in the embryos of Odontoceti 1901

Reviews

V. P. Teplov. «Population dynamics and annual changes in the ecology of commercial animals in the Pechora taiga». Reviewed by P. B. Yurgenson . 1903
«Zoologists of the Soviet Union. Book of references». Reviewed by K. I. Shafranovsky 1906

Contents of the Zoologichesky Zhurnal, vol. XL 1908

Т-14603 Подписано к печати 3.XII.1961 г. Тираж 2465 экз. Зак. 4048
Формат бумаги 70×108¹/₁₆ Бум. л. 5 Печ. л. 13,7+1 вкл. Уч.-изд. л. 16,0

2-я типография Издательства Академии наук СССР, Москва, Шубинский пер., 10

Цена 1 р. 20 к.

17/3рс

ОТКРЫТА ПОДПИСКА

на журналы Издательства Академии наук СССР на 1962 год

Название журнала	Кол-во номеров в год	Подписная цена	
		Годовая	Полугодовая
Общеакадемические журналы			
Вестник Академии наук СССР	12	9—60	4—80
Доклады Академии наук СССР (без папок)	36	51—84	25—92
Доклады Академии наук СССР (с 6-ю коленкоровыми папками с тиснением)	36	54—24	27—12
Природа	12	8—40	4—20
Физико-математические науки			
Акустический журнал	4	4—80	2—40
Астрономический журнал	6	9—90	4—95
Геомагнетизм и аэрономия	6	9—00	4—50
Журнал вычислительной математики и математической физики	6	9—00	4—50
Журнал технической физики	12	12—60	6—30
Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	28—80	14—40
Известия Академии наук СССР:			
серия геофизическая	12	18—00	9—00
серия математическая	6	9—00	4—50
серия физическая	12	14—40	7—20
Кристаллография	6	9—00	4—50
Математический сборник	12	14—40	7—20
Оптика и спектроскопия	12	16—20	8—10
Приборы и техника эксперимента	6	9—78	4—89
Теория вероятностей и ее применение	4	4—52	2—26
Физика твердого тела	12	30—00	15—00
Химические науки			
Высокомолекулярные соединения	12	15—00	7—50
Геохимия	12	9—00	4—50
Журнал аналитической химии	6	7—20	3—60
Журнал научной и прикладной фотографии и кинематографии	6	4—50	2—25
Журнал неорганической химии	12	27—00	13—50
Журнал общей химии	12	33—00	16—50
Журнал прикладной химии	12	22—56	11—28
Журнал физической химии	12	27—00	13—50
Известия Академии наук СССР, Отделение химических наук	12	18—00	9—00
Коллоидный журнал	6	7—20	3—60
Нефтехимия	6	7—50	3—75
Радиохимия	6	7—20	3—60
Успехи химии	12	9—60	4—80

Название журнала	Кол-во номеров в год	Подписная цена	
		Годовая	Полугодовая
Геолого-географические науки			
Геология рудных месторождений	6	7—20	3—
Записки Всесоюзного минералогического общества	6	7—20	3—
Известия Академии наук СССР:			
серия географическая	6	9—00	4—
серия геологическая	12	14—40	7—
Известия Всесоюзного географического общества	6	5—40	2—
Океанология	6	9—00	4—
Биологические науки			
Биофизика	6	7—20	3—
Биохимия	6	10—80	5—
Ботанический журнал	12	18—00	9—
Вопросы ихтиологии	4	6—00	3—
Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	6	9—00	4—
Журнал общей биологии	6	4—50	2—
Зоологический журнал	12	18—00	9—
Известия Академии наук СССР:			
серия биологическая	6	9—00	4—
Микробиология	6	9—00	4—
Палеонтологический журнал	4	6—00	3—
Почвоведение	12	14—40	7—
Радиобиология	6	7—50	3—
Успехи современной биологии	6	4—80	2—
Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова	12	14—40	7—
Физиология растений	6	7—20	3—
Цитология	6	7—20	3—6
Энтомологическое обозрение	4	9—00	4—5
Технические науки			
Автоматика и телемеханика	12	13—56	6—7
Известия Академии наук СССР:			
Отделение технических наук:			
металлургия и топливо	6	7—50	3—7
механика и машиностроение	6	7—50	3—7
энергетика и автоматика	6	7—50	3—
Инженерный журнал	4	6—00	3—0
Прикладная математика и механика	6	10—80	5—4
Радиотехника и электроника	12	16—50	8—

Подписка принимается повсеместно в пунктах подписки «Союзпечати», почтамтах, конторах и отделениях связи, общественными уполномоченными на заводах и фабриках, в научно-исследовательски институтах, учебных заведениях и организациях, а также отделениями и магазинами «Академкнига» и конторой «Академкнига» по адресу:

МОСКВА, ЦЕНТР, ЧЕРКАССКИЙ ПЕР., 2/10